

Tartu Ülikool

Loodus- ja tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Taimeökoloogia õppetool

Merilin Saarma

**Valguse kvantiteedi ja kvaliteedi roll taime kasvu ning herbivooria
tolerantsuse regulatsioonis**

Magistritöö

Juhendaja: PhD Marina Semtšenko

Tartu 2013

Sisukord

Kasutatud lühendid	4
Sissejuhatus	5
2. Materjal ja metoodika.....	13
2.1. Kasutatud liigid	13
2.2. Katseala ning eksperimendi disain	13
2.3. Taimne materjal ning mõõdetud morfoloogilised karakteristikud	16
2.4. Andmeanalüüs	17
3. Tulemused	19
3.1. Töötluste mõju abiootilistele teguritele	19
3.1.1. Töötluste mõju taimetele kättesaadavale PAR-i hulgale.....	19
3.1.1.1. Töötluste mõju kättesaadavale PAR-i hulgale pilvise ilmaga.....	19
3.1.1.2. Töötluste mõju kättesaadavale PAR-i hulgale päikselise ilmaga.....	20
3.1.2. Töötluste mõju R/FR-suhtele	22
3.1.2.1. Töötluste mõju R/FR-suhtele pilvise ilmaga.....	22
3.1.2.2. Töötluste mõju R/FR-suhtele päikselise ilmaga.....	23
3.1.3. Töötluste mõju mikrokliimaatilistele tingimustele eksperimendis.....	25
3.2. Töötluste mõju taimede kasvule, morfoloogiale ning biomassi allokatsioonile	26
3.2.1. Töötluste mõju biomassi produktsioonile	26
3.2.2. Töötluste mõju lehtede kasvule ja morfoloogiale.....	28
3.2.2.1. Töötluste mõju taimete pikkusele.....	28
3.2.2.2. Töötluste mõju kasvatatud lehtede arvule	30
3.2.2.3. Töötluste mõju lehe eripinnale	32
3.2.2.4. Töötluste mõju lehe veesisaldusele	33
3.2.3. Töötluste mõju biomassi allokatsioonile juurte ja võsu vahel.....	34
3.3. Töötluste mõju simuleeritud maapealse herbivooria tolerantsusele	36

4. Arutelu.....	40
4.1. Töötluste mõju valgustingimustele ja mikrokliimale	40
4.2. Valguse kvantiteedi mõju kasvule.....	41
4.3. Valguse kvaliteedi mõju kasvule.....	44
4.4. Valguse kvantiteedi ja kvaliteedi mõju herbivooria tolerantsusele	45
4.5. Järeldused	47
Kokkuvõte	49
Summary	51
Tänuõnad	53
Kasutatud kirjandus	54
LISAD.....	62

Kasutatud lühendid

FR- *far-red radiation*; kaugpunane kiirgus

PAR – *photosynthetically active radiation*, fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus

R – *red light*; punane kiirgus

R/FR – *red to far-red ratio*; punase ja kaugpunase kiirguse suhe

R/S – *root to shoot ratio*; juurte ja võsu masside suhe

SAS – *shade avoidance syndrome*; varju vältimise sündroom

SLA- *specific leaf area*; lehe eripind

Sissejuhatus

Valgus on taimede kui fotoautotroofsete organismide eksistentsi alustalaks, võimaldades neil sünteesida eluks ja kasvuks vajalikke orgaanilisi ühendeid. Lisaks sellele on valgus tähtis keskkonnasignaal - valguse intensiivsus, suund, kestus ning spektraalne koostis annab taimedele olulist informatsiooni kasvukeskkonna kohta. Nende valguskeskkonna komponentide varieerumine ajas ja ruumis põhjustab plastilisi muutusi taime morfoloogias ja füsioloogias ning mõjutab seeläbi lõppkokkuvõttes taime üldist kasvu (biomassi produktsiooni) ja reproduktiivset edu. Seega on valgus üks põhiline taime kohasust määrav abiootiline keskkonnategur (Li *et al.* 2001; Franklin & Whitelam 2005; Franklin 2008).

Naabertaimede lähedus põhjustab taime ümbritsevas valguskeskkonnas mitmeid muutusi. Üheks tähtsamaks neist on vegetatsioonivarjust põhjustatud langus valguse kvantiteedis ehk taimele kättesaadavas fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (PAR, 400-700 nm) hulgas, mis tuleneb sellest, et naabertaimed neelavad PAR-i kasutamaks seda fotosünteesil. Lisaks põhjustab naabertaimede olemasolu muutuse taimeni jõudvas punase (R; 660 nm) ja kaugpunase (FR; 730 nm) lainepikkusega kiirguse suhte (R/FR) tasakaalus. Selline kvalitatiivne muutus tuleneb klorofüllis sisalduvate taimekudede omapärasest, mis neelavad R-kiirgust, kasutamaks seda fotosünteesil, kuid seejuures peegeldavad tugevalt FR-kiirgust (Li *et al.* 2001; Franklin & Whitelam 2005; Roberts & Paul 2006; Franklin 2008). Seetõttu on vegetatsioonivarjus R/FR-suhte väärtus tavaliselt 0,5-0,7, mis on palju madalam kui päevavalguses, mis sisaldab ligikaudu võrdsel hulgal nii R- kui ka FR-kiirgust ($R/FR \approx 1,2$) (Smith 2000; Griffith & Sultan 2005).

Kättesaadava PAR-i hulga vähenemine limiteerib taime süsihappegaasi fikseerimisvõimet ja piirab seega otseselt taime kasvu. Vähenenud kasvu tõttu kahaneb omakorda taime võime võtta kasutusele uusi ressursilaike, mis võib päädida taime kooslusest väljatõrjumisega (Herms & Mattson 1992; Ballaré 2009). Sellest tulenevalt on vegetatsioonivari üheks suurimaks stressiallikaks, millega taim elu jooksul kokku puutub (Franklin & Whitelam 2005). Vegetatsioonivarjus võimaldab taimel PAR-i kättesaadavust parandada fenotüübiline plastilisus – muutused taime morfoloogias ja/või füsioloogias (Callaway, Pennings & Richards 2003). Valguskonkurents mängivad kohasust parandava plastilise reaktsiooni aktiveerimisel võtmerolli vegetatsioonivarjuga kaasnev PAR-i hulga vähenemine ja madal R/FR-suhe (Ballaré 2009).

Kättesaadava PAR-i hulga vähenemine põhjustab taimerakkudes süsivesikute kontsentratsiooni languse läbi muutusi homöostaasis. Muutus taime sisekeskkonnas mõjutab paljude kasvuprotsessides, fotosünteesis ja süsinikumetabolismis osalevate geenide ekspressiooni. Tagajärjeks on suurenenud ressursside allokatsioon maapealsetesse osadesse, lehtede kuju muutus, lehe eripinna (SLA) ja veesisalduse suurenemine, vähenenud lateraalne harunemine, võsu orienteerituse muutus, süsinikuvarude kasutuselevõtt ja fotosünteesi efektiivistumine, mis võimaldavad valguskonkurentsist PAR-i püüdmist parandada ja seda efektiivsemalt kasutada (Pierson, Mack & Black 1990; Griffith & Sultan 2005; Ballaré 2009). Seega käitub PAR süsivesikute kontsentratsiooni muutmise läbi keemilise signaalina, mille tulemusena toimuvad taime morfoloogias ja biokeemias ulatuslikud muutused vähendamaks valguskonkurentsi negatiivset mõju kasvule. Kättesaadav PAR-i hulk annab taimale informatsiooni konkurentsi intensiivsuse kohta ning indutseerib plastiliste muutuste käivitamise enne, kui valgusressursi limiteeritus taime konkurentsivõimet (kasvu) tugevalt pärssima hakkab (Franklin 2008; Ballaré 2009).

Naabertaimede lähedusega seostuv madal R/FR-suhe vallandab taimes seda signaali tajuva fotoretseptori fütokroomi vahendusel terve müriaadi plastilisi muutusi, mille kollektiivseks nimetuseks on varju vältimise sündroom (*Shade avoidance syndrome*, SAS) (Franklin 2008; Ballaré 2009). SAS-i 'sümptomiteks' on suurenenud pikkuskasv (apikaalne dominants), vähenenud lateraalne harunemine, leherootsu elongatsioon ja lehtede ülespoole suunatud ümberorienteerimine (hüponastia), samuti klorofüllide kontsentratsiooni vähenemine varju jäänud lehtedes ning nende kiirenenud vananemine (Aphalo & Ballaré 1995). Madala R/FR-signaali omapäraks on see, et fütokroomi abil tajub taim seda juba enne, kui naabertaim PAR-i kättesaadavust vähendab. Seega annab madal R/FR-suhe informatsiooni läheneva konkurentsi kohta ja võimaldab taimel ennatlikult oma morfoloogiat muuta vältimaks varjutamist (Izaguirre *et al.* 2006; Franklin 2008). Madala R/FR-suhte tajumine on tähtis just konkurentsi ennetamisel, vegetatsioonivarju all peetakse tähtsamaks siiski valguse kvantiteedi signaali PAR-i mõju (Ballaré 2009).

Lisaks kättesaadava PAR-i hulga vähenemisest tulenevale vegetatsioonivarju ilmselgele kasvu kahandavale mõjule võib vegetatsioonivarjul olla kasvule ka siiski positiivne mõju. Vegetatsioonivari pakub kaitset liigse kiirgusega kaasneva kõrgemast õhutemperatuurist tingitud kuum- ja veestressi eest, mis põhjustades metabolismi häireid mõjutavad taimede kasvu negatiivselt (Callaway 2007; Rivero *et al.* 2001). Lisaks on vegetatsioonivarjul oluline roll tuulest tingitud mehaanilise stressi vähendajana. Varju puudumisega tihti

kaasnev suur tuulekiirus mõjutab taime kasvu negatiivselt - võib kiskuda küljest taimeosi, paljastada taime juuri ning haarates õhust kaasa mullaosakesi abradeerib taimekudesid (Cleugh, Miller & Böhm 1998). Samuti toimib vegetatsioonivari kaitsekiilbina vähendades taimeni jõudvat lühilainelist UV-B kiirgust (290-320 nm). UV-B kiirgus kahjustab taimerakkude DNA-d ja membraane, võib muuta valkude struktuuri ning tekitab oksüdatiivset stressi, mille tulemusena väheneb taime fotosünteesivõime ja lõpptulemuseks on taime kasvu kahanemine (Tegelberg, Julkunen-Tiitto & Aphalo 2004; Gerhardt, Lampi & Greenberg 2008).

Naabertaimede olemasolu võib seega PAR-i kättesaadavuse vähendamise (varjutamise) läbi põhjustada kasvu kahanemist, kuid samal ajal läbi eelpoolmainitud vegetatsioonivarju positiivsete mõjude põhjustada kasvu suurenemist, ehk teisisõnu - naabertaimedevaheline interaktsioon võib olla nii negatiivne (konkurents) kui ka positiivne. Sellist nähtust, kus taime kasv on naabertaimedest soodustatud nimetatakse fasilitatsiooniks (Bertness & Callaway 1994; Callaway, Pennings & Richards 2003; Semchenko *et al.* 2012). Eksperimendid, kus on simuleeritud varjutamist, näitavad, et varjutamise mõju taime kasvule sõltub sellest, mil määral on kättesaadavat PAR-i hulka vähendatud. Varju (PAR-i languse) negatiivset mõju kasvule on täheldatud juhtudel kui kättesaadav PAR-i hulk langeb väga madalale (<10% täisvalgusest). Varju positiivset mõju kasvule on täheldatud mõõduka varjutamise korral (kättesaadav ~50% PAR-ist; Semchenko *et al.* 2012).

Lisaks taim-taim interaktsioonidele avaldab taime kasvule survet ka herbivooria. Biomassi kaotuse läbi avaldavad herbivoorid otsest negatiivset mõju taime kasvule. Seetõttu on taimedel herbivooridega koevolutsioneerumise käigus kujunenud välja kaitsekohastumused, mis võimaldavad neil oma kohasust herbivooriatingimustes parandada, kuid mille alalhoidmine nõuab ressursside investeerimist mujale kui kasvu. Sellest tuleneb herbivooride kaudne negatiivne mõju taime kasvule (Coley, Bryant & Chapin III 1985; Herms & Mattson 1992; Callaway, Pennings & Richards 2003).

Üheks herbivooriavastaseks kaitsekohastumuseks, mis piirab või takistab biomassi kasutamist toiduna, on resistentsus, mille annavad taimele füüsilist kaitsebarjääri andvad struktuurid (kutiikula, ogad, trihhoomid) või taimekudede keemiline koostis (sekundaarsed metaboliidid nagu fenoolid, alkaloidid ja tanniinid; Hendriks, Luijten & Van Groenendael 2009; Wu & Baldwin 2010; Züst *et al.* 2011). Füüsiline kaitsebarjäär nõuab spetsiifilist ülesannet täitvate rakkude olemasolu ja keemiline kaitse ressursse kaitseühendite sünteesimiseks. Sellest tulenevalt mõjutab resistentsuse alalhoidmine kasvu negatiivselt,

kuna taim peab selleks ressursid suunama rakkude diferentseerumisse (väheneb jagunemisvõimeliste rakkude arv) ja keemiliste kaitseühendite sünteesimisse (Herms & Mattson 1992; Arendt 1997).

Lisaks resistentsusele on taimedel võime herbivooriat tolereerida – kaitsekohastumus, mis võimaldab herbivoori tekitatud kahjustuse järgselt hoida oma kohasust läbi tagasikasvu ja reproduktsiooni (Rosenthal & Kotanen 1994). Teadaolevad mehhanismid, mis herbivooridele kaotatud maapealse biomassi tagasikasvu soodustavad, on maa-aluste süsinikuvarude allokeerimine maapealsetesse osadesse, fotosünteesilise aktiivsuse tõus kahjustamata kudedes, basaalsete meristeemide aktiveerumine apikaalse dominantsi eemaldamise tõttu ning suurenenud lateraalne harunemine (Strauss & Agrawal 1999; Tiffin 2000; Fornoni 2011). On ilmne, et herbivooride kahjude kompenseerimine nõuab taimelt tihti ulatuslikke ümberkorraldusi tema ressursiallokatsioonistrateegias, kuid sellega kaasnevate kulude kohta on väga vähe teada. Kuna looduses esineb taimede herbivooria tolerantuses suur geneetiline varieeruvus, siis on tõenäoline, et see kaitsekohastumus on lõivsuhtes mõne teise taime kohasuse komponendiga, millede hulgas võib olla ka taime kasv (Strauss & Agrawal 1999; Fornoni 2011).

Seega on taime kasv tugevasti mõjutatud nii naabertaimedega interakteerumisest kui ka herbivooridest, mis nõuavad ressursside allokeerimist erinevatesse funktsioonidesse. Vegetatsioonivarjus konkureerimisvõime säilitamiseks on vajalik investeerida kasvu ning herbivooride puhul kaitsesse. Ökoloogilises kontekstis avaldavad tihti valguskonkurents ja herbivooria taimele survet samaaegselt. Looduslikele keskkondadele iseloomuliku ressursside limiteerituse ja taime enda füsioloogiliste piirangute tõttu pole mõlema funktsiooni maksimumis alalhoidmine aga võimalik, sest mainitud piirangute tõttu esineb kasvu ja kaitse vahel lõivsuhe - investeerides ressurssi kasvu on taim haavatavam herbivooria suhtes ja paigutades ressurssi kaitsesse väheneb taime konkureerimisvõime naabertaimede suhtes (Herms & Mattson 1992; Cipollini 2004; McGuire & Agrawal 2005; Izaguirre *et al.* 2006; Valladares, Gianoli & Gómez 2007).

Kasvu ja kaitse vahelist lõivsuhet on näidanud mitmed uuringud ja katsed, ning seda peetakse normiks rohumaa liikide seas (Lind *et al.* 2013). Lõivsuhet on täheldatud loodusliku varieeruvuse põhjal – kiirekasvulised liigid on herbivooridele atraktiivsemad madala kaitsetaseme tõttu ja kannatavad seetõttu rohkem herbivooride rünnakute all (Coley 1988; Feng *et al.* 2009; Huang *et al.* 2010). Samuti on näidatud kaitsevastuse allareguleerimist kasvuhormoonidega stimuleeritud kasvu korral (Cipollini 2004).

Knockout mutantide abil on näidatud, et kaitsegeenide väljalülitamisel toimub kasvu ülesregulatsioon (Züst *et al.* 2011). Kasvu ja kaitse vahel esineva lõivsuhte tõttu kätkeb konkurentsi ja herbivooria võimalik korraga esinemine taime jaoks ressursside allokatsiooni dilemmat (Izaguirre *et al.* 2006).

Sellest tulenevalt on taimedel evolutsiooni käigus kujunenud võime lähenevaid biootilisi ohte ja nende intensiivsust pidevalt monitoorida, et adekvaatseid ressursside investeerimisotsuseid langetada (Trewavas 2003; Ballaré 2009). Erinevate katsetaimedega tehtud eksperimentide tulemused on toetanud arvamust, et ressursside investeerimisel kas kasvu või kaitsele mängivad olulist rolli just ümbritsevast vegetatsioonist põhjustatud muutused taime valguskeskkonnas (Siemens *et al.* 2002; Cipollini 2004; Kurashige & Agrawal 2005; McGuire & Agrawal 2005; Izaguirre *et al.* 2006; Moreno *et al.* 2009, Shibuya *et al.* 2010).

Toetudes paljude eksperimentide tulemustele võib spekuloida, et just muutused PAR-i hulgas ja R/FR-suhte suuruses võimaldavad taimedel hinnata läheneva konkurentsi ohtu ja konkurentsi intensiivsust ning selle informatsiooni abil reguleerida oma kasvu ja kaitset. Nimelt mitmed eksperimentid, kus on manipuleeritud taimele kättesaadava PAR-i hulgaga ja/või R/FR-suhte suurusega, on näidanud, et need valgussignaalid osalevad taime kaitsevastuse kohandamisel. On näidatud, et varjus (vähenenud PAR-i kättesaadavuse juures) kasvanud taimedel on lehtede keemiliste kaitseühendite sisaldus väiksem (Baraza *et al.* 2004). Samuti on näidatud, et vähenenud PAR-i ja madala R/FR-suhte kombinatsiooni juures kasvavatel taimedel on röövikute kasv parem kui täisvalguses kasvavatel taimedel, mis viitab varjus kasvanud taimede langenud resistentsusele (Kurashige & Agrawal 2005). Keemilise kaitse nõrgenemist on näidatud ka ainult madalale R/FR-suhtele eksponeeritud taimedes (Izaguirre *et al.* 2006; Moreno *et al.* 2009).

Ka herbivooria tolerantsus on valgusest mõjutatud. PAR-i languse puhul on täheldatud, et tolerantsus langeb (Pierson, Mack & Black 1990; Salgado-Luarte & Gianoli 2011). Arvatakse, et see tuleneb biomassi taastamiseks vajaka jäävast valgusressursist või madalast PAR-i hulgast tingitud ressursside eelistatud allokeerimisest maapealsetesse osadesse (enne herbivoori kahjustusi), mistõttu herbivoori tekitatud kahjustusest taastumiseks vajalikud maa-alused süsinikuvarud on napid (Maschinski & Whitham 1989; Strauss & Agrawal 1999; Hawkes & Sullivan 2001; Wise & Abrahamson 2005, 2007; Fornoni 2011). Teadaolevalt ei ole muutusi herbivooria tolerantsuses sõltuvalt R/FR-suhtest siiani näidatud.

Kuigi eelnevalt mainitud eksperimentides on näidatud ainult kaitsevastuses toimuvat muutust vastusena valgussignaalidele ning taime üleüldist kasvu pole seejuures mõõdetud, on kaitse ja kasvu vahel esineva lõivsuhte tõttu põhjust arvata, et PAR-i hulga ja R/FR-suhte muutus võib mõjutada ka taime üleüldise kasvu regulatsiooni. Seda oletust toetavad kaudselt eksperimendid, kus on näidatud varju ja madala R/FR-suhte positiivset mõju taime kasvule (Ballaré, Scopel & Sanchez 1991; Stuefer & Huber 1998; Semchenko *et al.* 2012). Nimelt ühes katses leiti, et taimede kasv oli soodustatud mõõduka varju (50% täisvalgusest) korral, kuid see mõju ei olnud seletatav fasilitatsiooniga (varju abiootilist stressi leevendava mõjuga) kuna suurenenud kasvu reaktsioon oli kõige tugevam stressitaluvates liikides, mis peaksid varju puudumisega seonduva stressiga kõige paremini kohastunud olema (Semchenko *et al.* 2012). Kasvu soodustavat mõju täheldati ka madala R/FR-suhte juures kasvanud taimedel (Ballaré, Scopel & Sanchez 1991; Stuefer & Huber 1998). Kuna madala R/FR-suhte näol on tegu signaaliga ja muutusi abiootilise stressi tasemes eksperimentides ei olnud, siis ei ole muutus kasvus samuti seletatav teisiti, kui et tegemist võis olla aktiivse kasvu regulatsiooniga. PAR-i ja madala R/FR-suhte kasvu reguleeriva mõju tõttu on seega põhjust spekuloida, et R/FR ja PAR mängivad taime üleüldise kasvu regulatsioonis võtmerolli ja mõjutavad seejuures kasvuga võimalikus lõivsuhtes olevaid teisi funktsioone, nagu herbivooria resistentsus ja tolerantsus (Semchenko *et al.* 2012).

Seega võib valguskeskkond vegetatsioonivarjus taime üleüldist kasvu mõjutada kahel viisil: 1) valgus kui ressurss või stressiallikas - PAR-i liigne vähesus või kõrge tase võib kasvu langetada, 2) valgus kui ressursside investeerimissignaal erinevatesse funktsioonidesse – PAR-i hulk ja R/FR-suhe võivad ressursside allokatsiooni kasvu või herbivooria resistentsusesse/tolerantsi tõsta või langetada. Seega oleneb valgussignaalide mõju taime kasvule ökoloogilisest kontekstist (kättesaadavast PAR-i hulgast ja biootilistest interaktsioonidest), milles taim hetkel kasvab, kuid lisaks võib see oleneda ka sellest, millises ökoloogilises kontekstis taim evolutsioneerunud on ja sellest tulenevatest liigiomastest kohastumuslikest iseärasustest (Herms & Mattson 1992; Arendt 1997; Semchenko *et al.* 2012; Lind *et al.* 2013).

See, kas taim saab teda ümbritsevatest naabertaimedest kahju või kasu arvatakse olevat tugevas sõltuvuses keskkonna ressursitasemest, milles taim evolutsioneerunud on. Nimelt peaks toitaineterikaste kasvukohtade (produktiivsed, iseloomulik vegetatsioonivarju esinemine) liigid olema kohastunud vegetatsioonivarjuga ja suurema tõenäosusega kogema

varju puudumist abiootlise stressina ning seega peaks nende liikide kasv mõõdukast varjutamisest soodustatud olema. Toitainetevaeste kasvukohtade (väheproduktiivsed, vegetatsioonivarju tekkimine piiratud) liikidele, kes on kohastunud intensiivse valguskiirgusega ja sellega seonduva abiootlise stressiga, peaks PAR-i langus mõjuma aga kasvu pärssivalt (Bertness & Callaway 1994; Arendt 1997; Semchenko *et al.* 2012). Seega, kui PAR on taimedele ressurss või abiootiline stress ja ei oma signaali rolli, võiks püstitada hüpoteesi, et toitaineterikaste kasvukohtade liikide puhul peaks kasv mõõdukas varjus pigem hoogustuma ja toitainetevaeste liikide puhul langema.

Kui PAR-il ja madalal R/FR-suhtel on taimedele kasvu reguleeriva signaali roll, siis peaks vegetatsioonivarjus toimuma ressursside allokeerimisel ümberlülitus kaitselt kasvule ning sattudes liigse valguskiirguse tingimustesse toimuma ümberlülitus kasvult kaitssele. Kuna väheproduktiivsetes keskkondades on taime võime taastada herbivooride poolt hävitatud koed piiratud toitainete või vee nappuse tõttu, siis herbivooria stressi tähtsus taime kohasuse määrajana on oletatavasti suurem kui produktiivsetes keskkondades, kus herbivooria ei pruugi nii suurt stressi põhjustada (Semchenko *et al.* 2012). Seega võib püstitada hüpoteesi, et taime tundlikkus PAR-i ja/või R/FR-suhte kui signaali suhtes kasvu ja resistentsuse/herbivooria tolerantsuse reguleerimisel peaks olema suurem toitainetevaeste kasvukohtade liikide puhul kui toitaineterikaste kasvukohtade liikide puhul.

Võime reguleerida ressursiallokatsiooni vastusena valgussignaalidele võib oleneda ka sellest, kui tihti liik mingit keskkonnataset (kas valguse või herbivooria intensiivsuse taset) evolutsioonilise arengu käigus kogenud on ja mis on sellise võime kasu ning hinna suhe (Leicht & Silander 2006; Semchenko *et al.* 2012). Näiteks erinevusi valgustundlikkuse suhtes on täheldatud varjutolerantsete ja varjuvältivate liikide puhul, kus varjuvältivad liigid on madala R/FR-signaali suhtes tundlikumad kui varjutolerantsed liigid. Selline erinevus on seletatav asjaoluga, et varjuvältivad liigid on evolutsioneerunud varieeruvamates valgustingimustes ja morfoloogiline plastilisus valguskeskkonna suhtes parandab taime kohasust oluliselt. Samas varjutaluvatele liikidele iseloomulikus keskkonnas plastilised reaktsioonid taimetele suurt edu ei too (Valladares, Gianoli & Gómez 2007; Valladares & Niinemets 2008; Gommers *et al.* 2012; Valladares, Saldaña & Gianoli 2012).

Käesoleva uurimustöö peamiseks eesmärgideks oli:

- uurida, kuidas vegetatsioonivarjuga kaasnev valguse kvantiteedi (PAR-i hulga) ning kvaliteedi muutus (R/FR-suhte langus) mõjutavad taime kasvu ning millised plastilised reaktsioonid muutusi kasvus selgitavad. Selleks viidi läbi potikatse, kus manipuleeriti taimedele kättesaadava PAR-i hulgaga ning R/FR-suhtega ja mõõdeti taimede erinevaid morfoloogilisi tunnuseid.
- uurida, kas valguse kvantiteet ja kvaliteet käituvad ressursside investeerimissignaalina ja mõjutavad seeläbi taime herbivooria tolerantsust. Selleks simuleeriti herbivooriat maapealse biomassi lõikamise abil ja hinnati taimede kahjustustejärgset tagasikasvuvõimet.
- uurida, kas ja kuidas PAR-i hulga ja R/FR-suhte mõju taime kasvule ja herbivooria tolerantsusele sõltub keskkonnast, milles taim on evolutsioneerunud. Selleks kasutati nelja fokaalliiki, mis on iseloomulikud toitaineterikkuse poolest kontrastsetele kasvukohtadele.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Kasutatud liigid

Eksperimendis kasutati fokaalliikidena nelja kõrreliste sugukonda (*Poaceae*) kuuluvat liiki. Nendeks olid *Alopecurus pratensis* (aas-rebasesaba), *Briza media* (keskmise värihein), *Festuca ovina* (lamba aruhein) ja *Phalaris arundinacea* (päideroog).

Liikide *F. ovina* ja *B. media* puhul on tegemist toitainetevaestes rohumaakooslustes kasvavate mitmeaastaste rohttaimedega (Day, John & Hutchings 2003). Mõlemad liigid on aeglasekasvulised ning ei talu varju ja seetõttu kehvad konkurendid. Seetõttu eelistavad nad kasvukohtadena avaraid kooslusi (Mahmoud & Grime 1974; Dixon 2002). Tegemist on stressitolerantsete liikidega – taluvad hästi toitainete limiteeritust ja kasvavad edukalt väga varieeruvates edaafilistes tingimustes. Mõlemad liigid taluvad hästi ka herbivooriat. Nende põhivaenlasteks on imetajad, kuid kahju põhjustavad ka mõned putukherbivoorid (Dixon 2002; Day, John & Hutchings 2003).

Liigid *P. arundinacea* ja *A. pratensis* on toitaineterikaste ning niiskete kasvukohtade püsikud (Krall *et al.* 2010). Tegemist on kiirekasvuliste ning risoome moodustavate liikidega, mistõttu on nad tugevad konkurendid nii maapealses valguskonkurentsisis kui ka maa-aluses toitainetekonkurentsisis (Elberse & Berendse 1993; Lavergne & Molofsky 2004). Mõlemad liigid on head söödataimed ning toiduks paljudele herbivooridele. *P. arundinacea* on herbivooria suhtes kõrge tolerantsusega ning *A. pratensis* mõõdukalt tolerantne (Kellogg & Bridgham 2004; Pavlů *et al.* 2005).

2.2. Katseala ning eksperimendi disain

Potikatse viidi läbi Tartus Raja tänava katsebaasis (58°21'N, 26°40'E). Välieksperiment kestis kokku ligi kolm kuud, mille jooksul keskmised kliimaatilised tingimused (Tartu-Tõravere meteoroloogiajaama ja Tartu observatooriumi andmetel) olid järgmised: õhutemperatuur 15,3°C, suhteline õhuniiskus 79 %, tuule kiirus 2,3 m/s, sademete hulk 76 mm ning päikesepaiste kestus 4 tundi päevas (Kallis *et al.* 2013).

Viidi läbi 2×2 faktoriaalne eksperiment, manipuleerides valguse kvantiteedi (varjutustöötlus) ja kvaliteediga (R/FR-töötlus). Varjutustöötluses kasutati PAR-i hulgaga manipuleerimiseks kuivatatud pilliroost seinu (kõrgus 1 m), millede abil tekitati

varjutustöötluse kaks taset: 1) varjus (fokaaltaimed igast küljest pillirooseintest ümbritsetud) ja 2) varjutamata (pilliroosein fokaaltaimedest põhja pool; Joonis 1). Kontrollimaks, kas pillirooseinad vähendasid taimeseni jõudvat valgusressurssi (PAR-i hulka) piisavalt mimitseerimaks valguskonkurentsi olemasolu, mõõdeti PAR-i hulka valgussensori abil (400-700nm Quantum Sensor, Skye Instruments Ltd., Suurbritannia; mõõdik vertikaalasendis). PAR-i hulk registreeriti ühel pilvisel ja ühel päikesepaistelisel päeval ning seda tehti neljal kõrgusel poti mullapinnast (0 cm, 15 cm, 30 cm ja 150 cm) ja kolmel kellaajal (hommikul, keskpäeval ja õhtupoolikul).

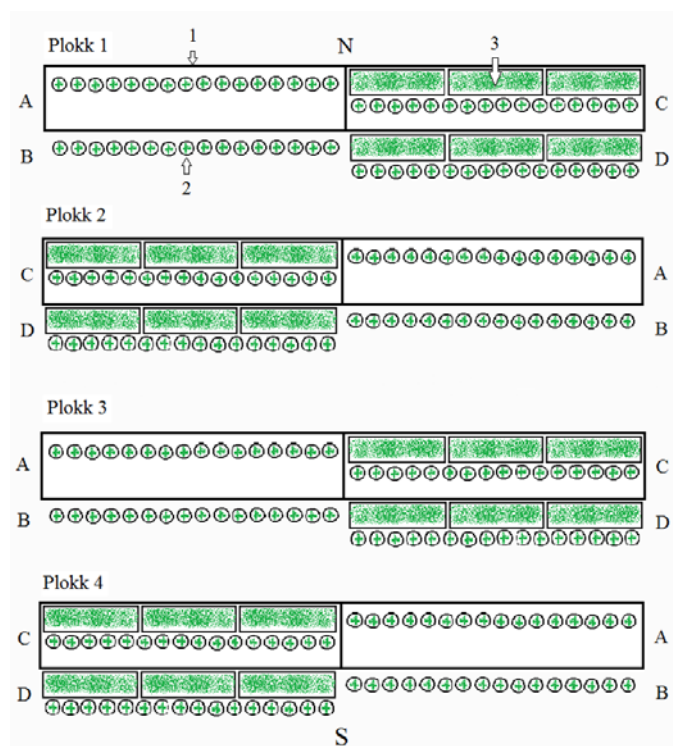
R/FR-töötles kasutati R/FR-suhtega manipuleerimiseks elavatest taimedest kardinat (~40 cm kõrge), mille abil tekitati R/FR-töötles kaks taset: 1) madal R/FR (taimekardin fokaaltaimede põhjapoolsel küljel, pillirooseina ja fokaaltaimede vahel) ja 2) kõrge R/FR (taimekardina puudumine; Joonis 1). Taimekardin tekitati 100×15×12 cm suurusega ja mullaga täidetud kastidesse külvatud liikide *Festuca arundinacea* (roogaruhein) ja *Avena sativa* (harilik kaer) abil (väikeses koguses esines ka teisi liike). Taimekardin paigutati fokaaltaimede põhjapoolsele küljele, vähendamaks taimekardina tulenevat varjutusefekti (PAR-i hulga langust). Kontrollimaks, kas taimekardin oli neelates valgust punases (R) ning peegeldades valgust kaugpunases (FR) valgusspektri osas efektiivne R/FR-suhte vähendaja, mõõdeti R/FR-suhte valgussensori abil (660/730nm Sensor, Skye Instruments Ltd., Suurbritannia; mõõdik horisontaalasendis suunatud taimekardina suunas). R/FR-suhte registreeriti ühel pilvisel ja ühel päikesepaistelisel päeval ning seda tehti neljal kõrgusel poti mullapinnast (0 cm, 15 cm, 30 cm ja 150 cm) ja kolmel kellaajal (hommikul, keskpäeval ja õhtupoolikul).

Varjutus- ja R/FR-töötles kahe taseme omavahelisel kombineerimisel saadi kokku neli erinevat valgustöötlust:

- 1) kõrge R/FR varjutamata tingimustes – pilliroosein fokaaltaime põhjapoolsel küljel ning taimekardin puudub (Joonis 1, B)
- 2) kõrge R/FR varjus – fokaaltaim ümbritsetud nii lõuna- kui ka põhjapoolselt küljelt pillirooseintega ning taimekardin puudub (Joonis 1, A)
- 3) madal R/FR varjutamata tingimustes – pilliroosein ja taimekardin fokaaltaime põhjapoolsel küljel (Joonis 1, D)

4) madal R/FR varjus – fokaaltaim ümbritsetud nii lõuna- kui ka põhjapoolselt küljelt pillirooseintega ning fokaaltaime põhjapoolsel küljel taimekardin (Joonis 1, C)

Töötlusti replitseeriti neli korda, mis moodustasid neli plokki (Joonis 1). Igat fokaalliiki esindas iga ploki töötluses 4 isendit. PAR-i ja R/FR-suhte mõõtmised korraldati igas katseplokis.



Joonis 1. Katse skeem. Joonisel on kujutatud neli töötlust: (A) kõrge R/FR varjus, (B) kõrge R/FR varjutamata, (C) madal R/FR varjus, (D) madal R/FR varjutamata; ning töötluste neli replikatsiooni (plokk 1-4). Numbritega on tähistatud katseelemendid: (1) pilliroosin, (2) katsetaim potis, (3) elavatest taimedest kardin. Märgitud on põhja-lõuna suund (N- põhi, S- lõuna).

Kuna valgustöötlustes võisid lisaks R/FR-suhte ja PAR-i hulga muutmisele mõjutada erinevalt ka mikrokliimat, siis registreeriti kõigis töötlustes ja igas katseplokis ka õhutemperatuuri, suhtelise õhuniiskuse ning tuule kiiruse väärtused. Temperatuuri ja õhuniiskust mõõdeti kahel korral (kord päikeselise ilmaga ja kord pilvise ilmaga) termohügromeetri abil (Velleman, Belgia) ja tuulekiirust ühel korral (keskmise tuulekiirus Tartu-Tõravere meteoroloogiajaamas 2.8 m/s, puhanguti 5 m/s) anemomeetri abil (La Crosse Technology, Prantsusmaa). Registreeriti maksimaalne tuulekiirus 10-minutilise mõõtmisperioodi jooksul.

2.3. Taimne materjal ning mõõdetud morfoloogilised karakteristikud

Liikide *P. arundinacea* ja *A. pratensis* seemned koguti Kärevere luhaniidu (58°25'32"N, 26°30'40"E) ning liikide *F. ovina* ja *B. media* Ridala loopealse (58°26'14"N, 23°4'13"E) metsikutest populatsioonidest. Seemned idandati liival ning 10.juulil 2012 istutati paari nädala vanused idandid ühekaupa pottidesse (diameeter 14 cm, kõrgus 12 cm), mis sisaldasid ligikaudu 1,45 kg mulla segu (2:1 mulla ja liiva segu). Kokku istutati 256 taime, millest surid eksperimendi käigus ära 2 isendit (liikidest *B. media* ja *P. arundinacea*). Eksperimendi vältel katsetaimi ei väetatud, kuid kasteti regulaarselt veestressi ärahoidmiseks.

Pärast 57 päeva pikkust kasvuperioodi (10.07-05.09.2012) mõõdeti kõikidel katsetaimedel nende pikkus ja lehtede arv. Taime pikkus saadi mõõtes ära vahemaa poti mullapinnast pikima lehe tipuni. Mõõtmised tehti joonlaua abil 0,1 cm täpsusega. Lehtede arvu määramisel loeti kõik lehed, mis olid vähemalt 1 cm pikkused. Järgmisel päeval koguti pooltelt katsetaimedelt (igast liigist esindas igat töötlust võrdne arv isendeid) esinduslik valim väljaarenenud, kahjustamata ja vananemise märkideta lehti ning määrati nende märgkaal täpsusega 0,0001 g. Kogutud lehed skaneeriti kasutades Epson Perfection V700 PHOTO skannerit ja määrati nende pindala programmi WinRhizo 2008a abil (Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada). Samuti koguti taimedelt ülejäänud maapealne biomass ning pesti mullast välja ka nende juured.

Seejärel kogutud lehed, ülejäänud maapealne biomass ja juured kuivatati eraldi kuivatuskapis 75°C juures 48 tunni jooksul ja kaaluti 0,0001 g täpsusega. Mõõdeti kogutud lehtede kuivkaal ja arvutati lehtede veesisaldus (märgkaal-kuivkaal/märgkaal) ning jagades lehtede pindala nende kuivkaaluga arvutati lehtede eripind (SLA, cm²/g). Kaaluti ka ülejäänud maapealne biomass, millele liideti kogutud lehtede mass ning saadi kogu võsu mass. Hindamaks taimede ressursside allokatsiooni maapealsete ja -aluste osade vahel arvutati taimede juurte ja võsu masside suhe (R/S).

Uurimaks valgussignaalide mõju maapealse herbivooria tolerantsusele viidi ülejäänud poolte katsetaimede peal läbi simuleeritud herbivooria töötlus. Herbivooriat simuleeriti mehaaniliselt, eemaldades katsetaimedelt kääride abil võsu biomassi. Esimene lõikus tehti kahe kuu vanustele katsetaimedele (12.09.2012) ning tagasikasvamisevõime hindamiseks tehti teine lõikus ligi kolme kuu vanustele katsetaimedele (03.10.2012). Kõikide liikide võsudel eemaldati kogu vanimast lehetupest ülespoole jääv biomass. Kogutud biomass

kuivatati 75°C juures 48 tundi. Hinnang fokaalliikide herbivooria tolerantsusele anti nende tagasikasvamisvõime põhjal pärast esimest lõikust. Tagasikasvamisvõime saadi jagades teisel lõikusel kogutud võsu mass esimesel lõikusel kogutud võsu massiga (edaspidi nimetatud tolerantsusindeksiks).

2.4. Andmeanalüüs

Andmete analüüsimiseks kasutati programmi STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa) ning kõik allpool väljatoodud andmete transformeerimised tehti selleks, et täita erinevate mudelite eeldusi.

Uurimaks valgustöötluste mõju PAR-i hulgale ja R/FR-suhtele kasutati korduvmõõtmistega dispersioonanalüüsi (*repeated measures ANOVA*), kus sõltuvaks tunnuseks võeti vastavalt kas erinevatel kõrgustel mullapinnast (0 cm, 15 cm, 30 cm) mõõdetud ln-transformeeritud PAR-i proportsioon 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast või mõõdetud R/FR-suhe. Kategoorilisteks tunnusteks võeti varjutustöötlus (varjus, varjutamata) ja R/FR-töötlus (madal R/FR, kõrge R/FR). Kuna ilm mõjutas PAR-i hulka ning R/FR-suhet oluliselt, siis tehti analüüsid pilvise ja päikselise ilma kohta eraldi. Selgitamaks kuidas valgustöötlused mõjutasid temperatuuri, õhuniiskust ja tuule kiirust kasutati faktoriaalset dispersioonanalüüsi (*factorial ANOVA*), kus sõltuvaks tunnuseks võeti kas temperatuur, õhuniiskuse protsent kümnendmurruna või ln-transformeeritud tuule kiirus. Sõltumatuteks kategoorilisteks tunnusteks võeti varjutustöötlus ja R/FR-töötlus.

Analüüsimaks valgustöötluste mõju taimede kasvule võeti sõltuvaks tunnuseks ln-transformeeritud taime kogu biomass ning sõltumatuteks kategoorilisteks tunnusteks võeti taas varjutustöötlus ja R/FR-töötlus ning lisaks katsetaime liik, et saada teada, kas liigid erinesid vastusena valgussignaalidele oma biomassi produktsiooni poolest. Taime pikkust ja lehtede arvu analüüsiti lineaarsete mudelite abil (*general linear models*). Sõltuvateks muutujateks olid vastavalt kas ln-transformeeritud taime pikkus või ln-transformeeritud lehtede arv. Sõltumatud kategoorilised muutujad olid varjutustöötlus, R/FR-töötlus ja katsetaime liik. Lisaks kaasati analüüsi kovariaadina ln-transformeeritud võsu mass, et uurida muutusi taime morfoloogias vastusena töötlustele, mis pole seletatavad muutustega võsu massis ehk taime suurus. Taime suurusega kaasnevad muutused morfoloogias ei peegelda nimelt taime võimet funktsionaalselt fenotüüpi keskkonnale kohandada (s.t. tegu ei ole adaptatiivse plastilisusega, mis on seotud ontogeneesi aktiivse ümberkorraldamisega

keskkonnasignaalide toimetel ja omal adaptatiivset väärtust), vaid tuleneb ebasoodsa keskkonna vältimatust mõjust fenotüübilisele väljendusele, mida kutsutakse passiivseks plastilisuseks (Sultan 1995; Wright & McConnaughay 2002).

Taimede plastilisust lehe eripinnas (SLA), lehe veesisalduses ning biomassi allokatsioonis juurte ja võsu vahel (R/S) analüüsiti faktoriaalse ANOVA-ga. Sõltuvateks muutujateks olid vastavalt kas ln-transformeeritud SLA, ln-transformeeritud R/S-suhe või arcsin(ruutjuur)-transformeeritud lehe veesisaldus. Sõltumatud kategoorilised muutujad olid varjutustöötlus, R/FR-töötlus ja katsetaime liik.

Valgussignaalide mõju uurimiseks taimede tolerantsusele simuleeritud herbivooria suhtes viidi läbi faktoriaalne dispersioonanalüüs iga liigi kohta eraldi. Analüüs tehti liigi kaupa eraldi kuna herbivooria tolerantsusindeks oli *B. media* puhul oluliselt suurema dispersiooniga kui teistel liikidel ja tunnuse transformatsioonid ei võimaldanud erinevusi dispersioonis kõrvaldada. Sõltuvaks muutujaks võeti arcsin(ruutjuur)-transformeeritud tolerantsusindeks (teisel lõikusel saadud biomassi jagatis esimesel lõikusel saadud biomassiga). Sõltumatud kategoorilised muutujad olid varjutustöötlus ja R/FR-töötlus.

Kõigis analüüsides lisati algselt mudelitesse faktorina ka katseplokk, kuid olulise mõju puudumisel jäeti see faktor lõplikust analüüsist välja.

3. Tulemused

3.1. Töötluste mõju abiootilistele teguritele

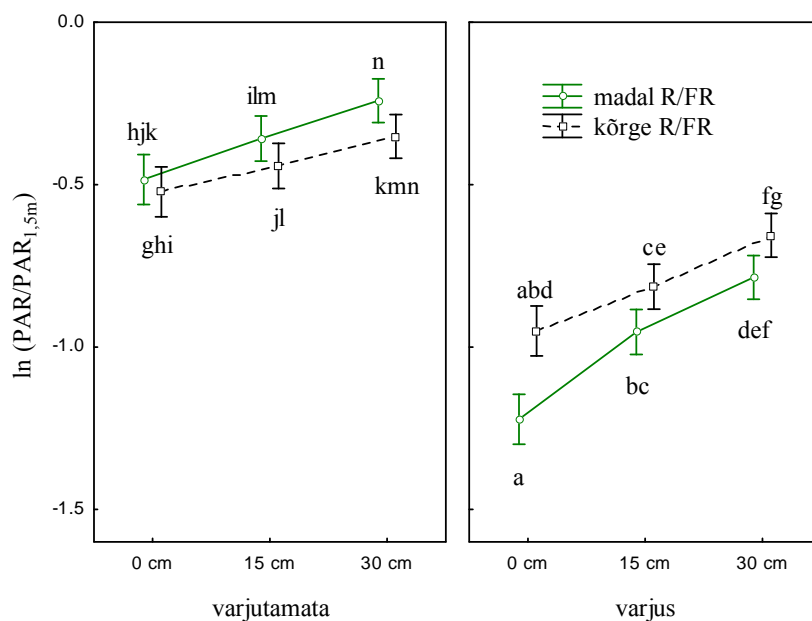
3.1.1. Töötluste mõju taimele kättesaadavale PAR-i hulgale

3.1.1.1. Töötluste mõju kättesaadavale PAR-i hulgale pilvise ilmaga

Pilvise ilma korral esines oluline kolmene interaktsioon valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõjude vahel taimele kättesaadavale PAR-i hulgale (Tabel 1, Joonis 2). Varjutustöötlus mõjutas oluliselt taimedele kättesaadavat PAR-i hulka: pillirooseinte vahele jõudis üle kõigi mõõtmiskõrguste ja R/FR-töötluste tasemetel keskmiselt 41%, pillirooseintest ümbritsemata mõõtmisruumi aga 67% 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast (Joonis 2, Lisa 1). Taimele kättesaadava PAR-i hulk paranes kõrgusega oluliselt kõigis töötlustes, kuid valgusgradient oli varjus järsem kui varjutamata töötlustes - varjus suurenes kättesaadav PAR-i hulk kõrgusega 43% võrra, varjutamata tingimustes aga 23% võrra (Joonis 2, Lisa 1). Kui varjutamata töötlustes madala R/FR-i töötlus suurendas taimedeni jõudvat PAR-i hulka (65%-lt 70%-le 1,5 m kõrgusel mõõdetud PAR-ist), siis varjus sama töötlus hoopis vähendas taimedeni jõudvat PAR-i hulka (45%-lt 38%-le), ning seda eriti 0cm kõrgusel (39%-lt 29%-le; Joonis 2, Lisa 1). Tukey testi abil läbiviidud keskmiste paarikaupa võrdlused näitasid siiski, et olulisi erinevusi madala ja kõrge R/FR-töötluste vahel ei esinenud – R/FR-töötlus taimedeni jõudvat PAR-i hulka oluliselt ei mõjutanud ei varjus ega varjutamata tingimustes (Tukey test, Joonis 2).

Tabel 1. Valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõju taimele kättesaadavale PAR-i hulgale pilvise ilmaga. Näidatud on korduvmõõtmistega ANOVA F, P ja df (vabadusastmete arv) väärtused ln-transformeeritud PAR-i proportsiooni kohta 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
R/FR-töötlus	1	2.3	0.1399
Varjutustöötlus	1	211.1	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	14.2	0.0005
Viga	44		
Kõrgus potist	2	680.0	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus	2	27.2	<0.0001
Kõrgus potist×varjutustöötlus	2	53.5	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	2	4.4	0.0154
Viga	88		



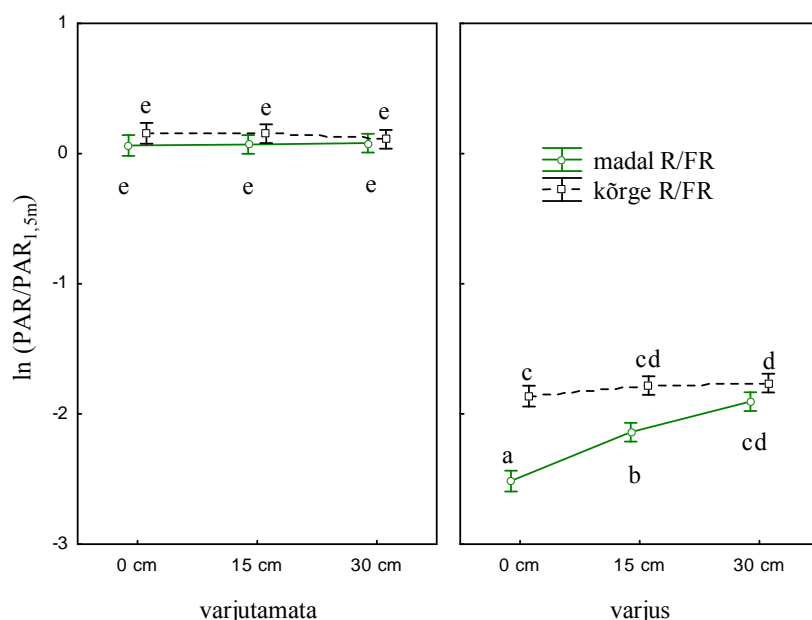
Joonis 2. Valgustöötluste ja kõrgusgradiendi mõju taimetele kättesaadavale PAR-i hulgaile pilvise ilmaga. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud PAR-i proportsiooni kohta 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata) ja erinevatel mõõtmiskõrgustel (0 cm, 15 cm, 30 cm) poti mullapinnast. Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.1.1.2. Töötluste mõju kättesaadavale PAR-i hulgaile päikselise ilmaga

Päikselise ilma korral esines oluline kolmene interaktsioon valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõjude vahel taimetele kättesaadavale PAR-i hulgaile (Tabel 2, Joonis 3). Varjutustöötlus mõjutas oluliselt PAR-i kättesaadavust – pillirooseinte vahele jõudis taimedeni üle kõigi mõõtmiskõrguste ja R/FR-töötluste tasemetel keskmiselt 14%, varjutamata taimedeni aga 111% 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast (Joonis 3, Lisa 1). Varjutamata töötlustes kõrgusgradient ja R/FR-töötlus oluliselt PAR-i kättesaadavust ei mõjutanud (Tukey test, Joonis 3). Varjus kõrgusega poti mullapinnast PAR-i kättesaadavus paranes oluliselt, eriti madala R/FR-i töötluste puhul (Joonis 3, Lisa 1). R/FR-töötlus mõjutas varjus kõrgustel 0 cm ja 15 cm oluliselt PAR-i kättesaadavust. Pottide mullapinnani (0 cm kõrgus) jõudis madala R/FR-suhte juures 8%, seevastu kõrge R/FR-suhte juures aga 16% 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-ist. 15 cm kõrguse juures jõudis madala ja kõrge R/FR-i töötlustes mullapinnani vastavalt 12% ja 17% 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-ist. 30 cm kõrguse juures R/FR-töötlus PAR-i hulka enam oluliselt ei mõjutanud (Tukey test, Joonis 3, Lisa 1).

Tabel 2. Valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötuse mõju taimede kättesaadavale PAR-i hulgale päikselise ilmaga. Näidatud on kordumõõtmistega ANOVA F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused ln-transformeeritud PAR-i proportsiooni kohta 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
R/FR-töötlus	1	46.1	<0.0001
Varjutustöötlus	1	3962.6	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	22.5	<0.0001
Viga	44		
Kõrgus potist	2	77.0	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus	2	52.2	<0.0001
Kõrgus potist×varjutustöötlus	2	87.9	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	2	32.3	<0.0001
Viga	88		



Joonis 3. Valgustöötluste ja kõrgusgradiendi mõju taimede kättesaadavale PAR-i hulgale päikselise ilmaga. Joonisel on näidatud keskväärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud PAR-i proportsiooni kohta 1,5 m kõrgusel mõõdetust PAR-i hulgast erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata) ja erinevatel mõõtmiskõrgustel (0 cm, 15 cm, 30 cm) poti mullapinnast. Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

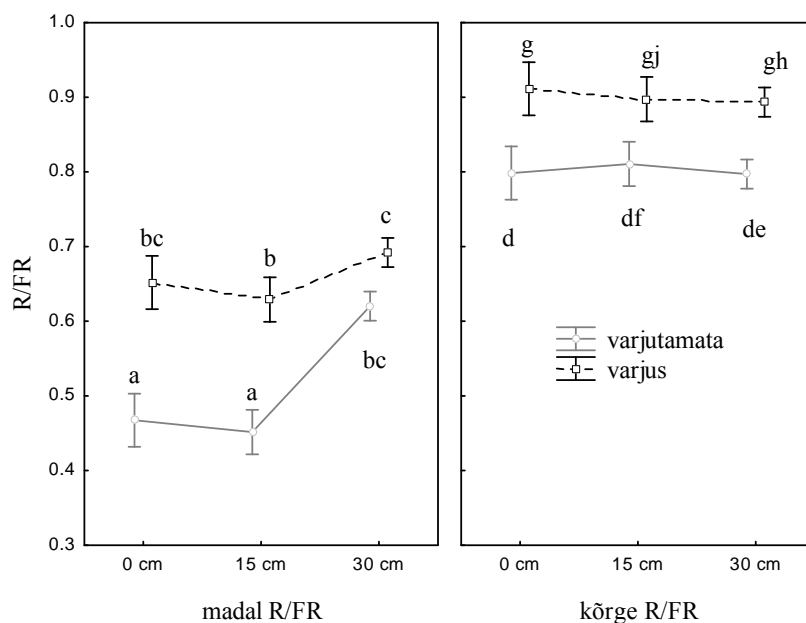
3.1.2. Töötluste mõju R/FR-suhte

3.1.2.1. Töötluste mõju R/FR-suhtele pilvise ilmaga

Pilvise ilma korral esines oluline kolmene interaktsioon valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõjude vahel R/FR-suhte (Tabel 3, Joonis 4). R/FR-töötlus (taimekardina olemasolu/ puudumine) mõjutas oluliselt R/FR-suhet, mille juures katsetaimed kasvasid. Taimekardina olemasolul (madala R/FR-i töötlustes) oli R/FR-suhe üle kõigi mõõtmiskõrguste ja varjutustöötluste tasemete keskmiselt 0,59, taimekardina puudumisel (kõrge R/FR-i töötlustes) oli see aga 0,85 (Joonis 4, Lisa 1). Kõrge R/FR-i töötluste puhul varjutamine tõstis oluliselt R/FR-suhet (0,8-lt 0,9-le) ja kõrgus poti servast oluliselt R/FR-suhet ei mõjutanud (Tukey test, Joonis 4, Lisa 1). Madala R/FR-i töötluste juures 30 cm kõrgusel poti servast R/FR-suhe ei erinenud oluliselt varjutatud ja varjutamata töötluste vahel. Madalamatel kõrgustel (0 ja 15 cm poti servast) aga oli R/FR suhe varjutamata töötlustes oluliselt madalam (vastavalt 0.47 ja 0.45) kui varjus (vastavalt 0.65 ja 0.63; Joonis 4, Lisa 1).

Tabel 3. Valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõju R/FR-suhtele pilvise ilmaga. Näidatud on korduvmõõtmistega ANOVA F, P ja df (vabadusastmete arv) väärtused R/FR-suhte kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
R/FR-töötlus	1	482.7	<0.0001
Varjutustöötlus	1	100.8	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	3.6	0.0647
Viga	44		
Kõrgus potist	2	35.0	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus	2	48.9	<0.0001
Kõrgus potist×varjutustöötlus	2	12.2	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	2	10.3	0.0001
Viga	88		



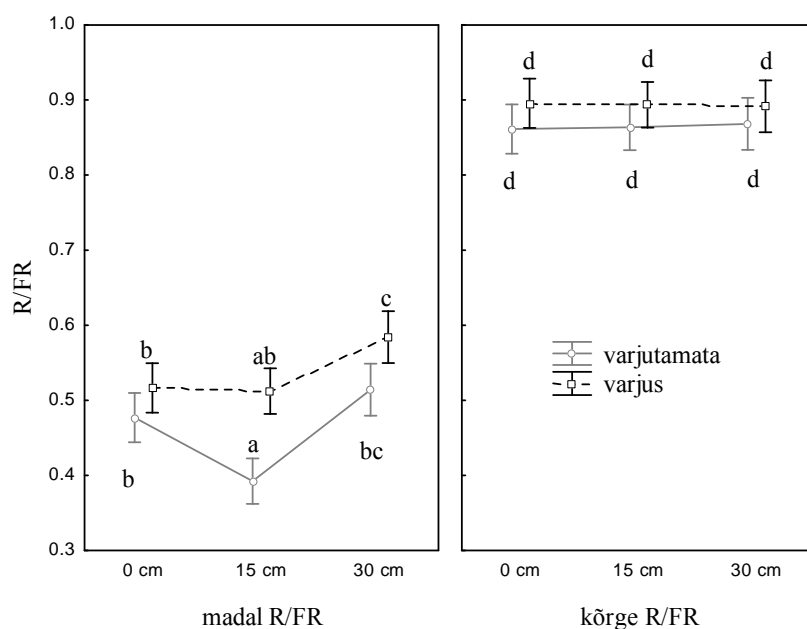
Joonis 4. Valgustöötluste ja kõrgusgradiendi mõju R/FR-suhtele pilvise ilmaga. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall R/FR-suhte kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata) ja erinevatel mõõtmiskõrgustel (0 cm, 15 cm, 30 cm) poti mullapinnast. Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.1.2.2. Töötluste mõju R/FR-suhtele päikselise ilmaga

Päikselise ilma korral esines oluline kolmene interaktsioon valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluste mõjude vahel R/FR-suhtele (Tabel 4, Joonis 5). R/FR-töötlus mõjutas oluliselt R/FR-suhet, olles taimekardina olemasolul (madala R/FR-i töötlus) keskmiselt 0,50 ja taimekardina puudumisel (kõrge R/FR-i töötlus) keskmiselt 0,88 (Joonis 5, Lisa 1). Varjus oli R/FR-suhe üldiselt kõrgem kui varjutamata töötluses kuid keskmiste paarikaupa võrdlemisel varjutamine R/FR-suhet oluliselt ei mõjutanud (Tukey test, Joonis 5). Kõrgusgradient mõjutas R/FR-suhet oluliselt vaid taimekardina olemasolul (madala R/FR-i töötluses) – R/FR-suhe oli nii varjus kui varjutamata töötluses madalaim 15 cm juures ning kõrgeim 30 cm juures (Tukey test, Joonis 5, Lisa 1).

Tabel 4. Valguse mõõtmise kõrguse, R/FR- ja varjutustöötluse mõju R/FR-suhtele päikselise ilmaga. Näidatud on korduvmõõtmistega ANOVA *F*, *P* ja *df* (vabadusastmete arv) väärtused R/FR-suhte kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	<i>P</i>
R/FR-töötlus	1	699.6	<0.0001
Varjutustöötlus	1	13.6	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	2.7	0.1066
Viga	44		
Kõrgus potist	2	28.6	<0.0001
Kõrgus potist×R/FR-töötlus	2	27.1	<0.0001
Kõrgus potist×varjutustöötlus	2	4.6	0.0125
Kõrgus potist× R/FR-töötlus×varjutustöötlus	2	5.3	0.0067
Viga	88		



Joonis 5. Valgustöötluste ja kõrgusgradiendi mõju R/FR-suhtele päikselise ilmaga. Joonisel on näidatud keskväärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall R/FR-suhte kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata) ja erinevatel mõõtmiskõrgustel (0 cm, 15 cm, 30 cm) poti mullapinnast. Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.1.3. Töötluste mõju mikrokliimaatilistele tingimustele eksperimentis

Varjutustöötlus mõjutas oluliselt õhutemperatuuri ja tuule kiirust (Tabel 5). Varjus (pillirooseinte vahel) oli temperatuur 2,4°C võrra madalam ning tuule kiirus 2,2 m/s võrra väiksem kui varjutamata töötluses (väljaspool pillirooseinu, Tabel 6). Suhteline õhuniiskus oli varjus suurem, kuid see erinevus ei olnud statistiliselt oluline (Tabelid 5 ja 6). R/FR-töötlus mõjutas oluliselt ainult tuule kiirust. Madala R/FR-i töötluses (taimekardina olemasolul) oli tuule kiirus 0,7 m/s võrra väiksem kui kõrge R/FR-i töötluses (taimekardinata, Tabelid 5 ja 6). Interaktsiooni R/FR- ja varjutustöötluste mõjude vahel mõõdetud abiootilistele teguritele ei esinenud (Tabel 5).

Tabel 5. Valgustöötluste mõju temperatuurile, õhuniiskusele ja tuule kiirusele. Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused temperatuuri, õhuniiskuse ja ln-transformeeritud tuule kiiruse kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Abiootiline tegur	Efekt	df	F	P
Õhutemperatuur (°C)	R/FR- töötlus	1	0.9	0.3384
	varjutustöötlus	1	8.5	0.0068
	R/FR- töötlus×varjutustöötlus	1	0.7	0.4168
	viga	28		
Suhteline õhuniiskus (%)	R/FR- töötlus	1	0.1	0.7490
	varjutustöötlus	1	2.4	0.1318
	R/FR- töötlus×varjutustöötlus	1	0.0	0.8575
	viga	28		
Tuule kiirus (m/s)	R/FR- töötlus	1	14.4	0.0026
	varjutustöötlus	1	142.1	<0.0001
	R/FR- töötlus×varjutustöötlus	1	3.1	0.1037
	viga	12		

Tabel 6. Varjutustöötluste mõju temperatuuri, õhuniiskuse ja tuule kiiruse keskväärtusele ning R/FR-töötluste mõju tuule kiiruse keskväärtusele. Tabelis on lisaks toodud keskmiste 95%-usaldusintervallid; erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$).

Abiootiline tegur	Valgustöötlus	Keskvärtus	Keskmise 95%-usaldusintervall
Temperatuur (°C)	varjutamata	18.9	17.7...20.1 b
	varjus	16.5	15.3...17.7 a
Õhuniiskus (%)	varjutamata	45.3	33.8...56.8 a
	varjus	57.6	46.1...69.1 a
Tuule kiirus (m/s)	varjutamata	2.7	2.4...3.0 b
	varjus	0.5	0.2...0.8 a
	kõrge R/FR	1.9	1.7...2.2 b
	madal R/FR	1.2	1.0...1.5 a

3.2. Töötluste mõju taimede kasvule, morfoloogiale ning biomassi allokatsioonile

3.2.1. Töötluste mõju biomassi produktsioonile

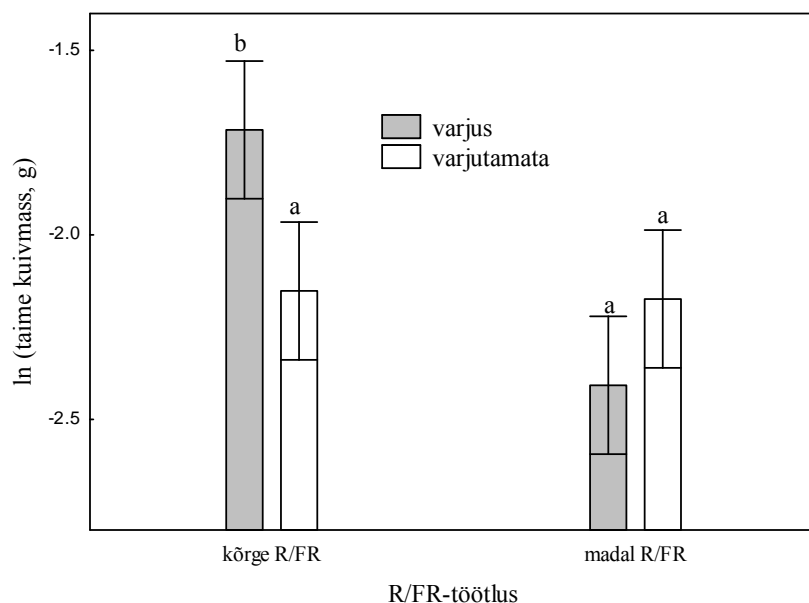
Statistiliselt oluliseks tulid R/FR-töötlus×varjutustöötlus, liik×R/FR-töötlus ja liik×varjutustöötlus interaktsioonid (Tabel 7). R/FR-töötluste mõju taime biomassile (taime kuivmass) sõltus varjutustöötluste tasemest (oluline R/FR-töötlus×varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 7). Kõrge R/FR-i töötluste puhul suurendas varjutamine biomassi oluliselt (55% võrra, Joonis 6). Madala R/FR-i töötluste puhul varjutamine vähendas biomassi, kuid mitteoluliselt (Joonis 6). Tulemusena oli varjus biomassi erinevus madala ja kõrge R/FR-töötluste vahel suur, samas kui varjutamata taimedele R/FR-töötlus olulist mõju ei avaldanud (Tukey test, Joonis 6).

R/FR-töötluste mõju biomassi produktsioonile oli eri liikidel erinev (oluline liik×R/FR-töötlus interaktsioon, Tabel 7). Liikidel *P. arundinacea* ja *B. media* biomass kõrge ja madala R/FR-i töötluste vahel oluliselt ei erinenud (Joonis 7). Liikidel *F. ovina* ja *A. pratensis* oli biomass madala R/FR-i töötluste korral oluliselt väiksem kui kõrge R/FR korral - *F. ovina* puhul 45% ja *A. pratensis* puhul 47% võrra väiksem (Joonis 7).

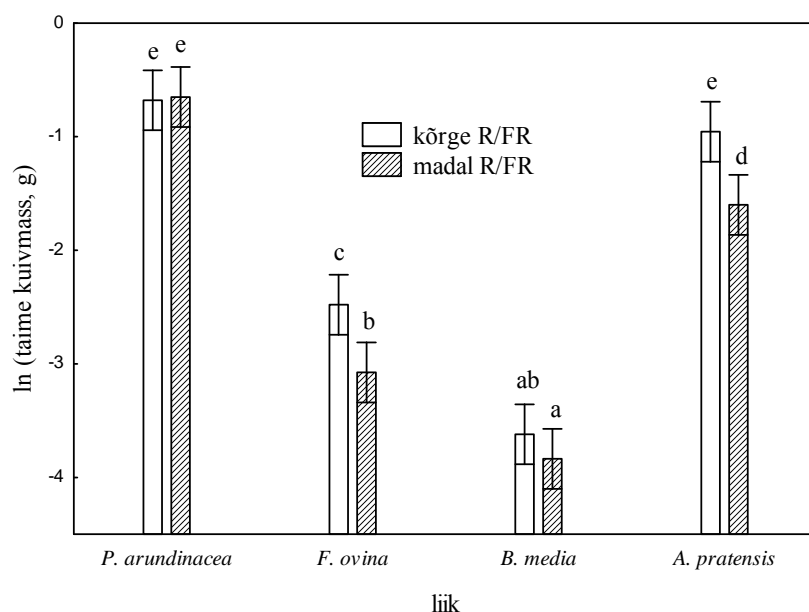
Varjutustöötluste mõju biomassi produktsioonile oli eri liikidel erinev (oluline liik×varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 7). Ainult liigi *B. media* puhul oli taime biomass varjus ja varjutamata tingimustes oluliselt erinev. Nimelt oli liigi *B. media* biomass varjus 116% võrra suurem kui varju puudumisel. Ülejäänud kolme liigi puhul varjutamine ei avaldanud olulist mõju taime biomassi produktsioonile (Tukey test, Joonis 8).

Tabel 7. Valgustöötluste ja liigilise kuuluvuse mõju biomassi produktsioonile. Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F, P ja df (vabadusastmete arv) väärtused ln-transformeeritud biomassi kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

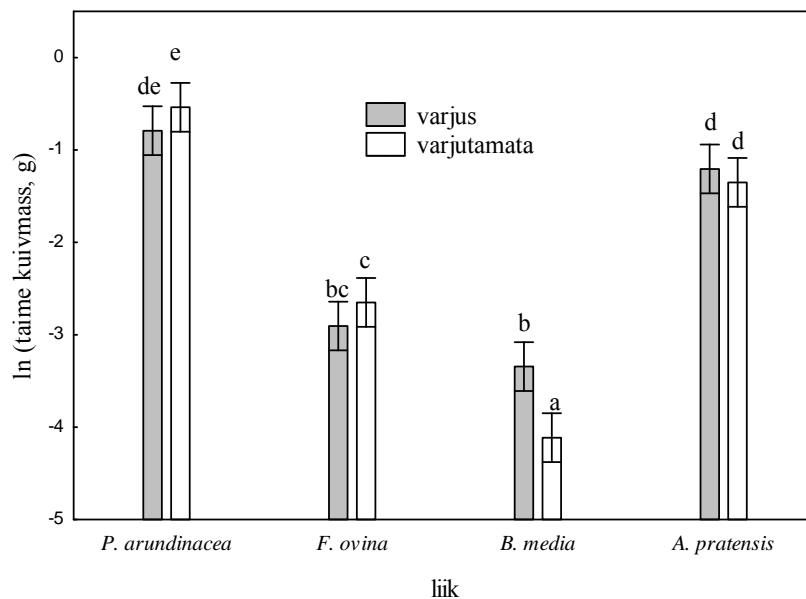
Efekt	df	F	P
Liik	3	219.5	<0.0001
R/FR-töötlus	1	14.4	0.0002
Varjutustöötlus	1	1.2	0.2848
Liik×R/FR-töötlus	3	2.9	0.0385
Liik×varjutustöötlus	3	6.6	0.0004
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	12.7	0.0005
Liik×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	3	0.16	0.9234
Viga	112		



Joonis 6. Valgustöötluste mõju biomassi produktsioonile. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud biomassi kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).



Joonis 7. R/FR-töötluste ja taime liigilise kuuluvuse mõju biomassi produktsioonile. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall nelja liigi ln-transformeeritud biomassi kohta erinevates R/FR-töötlustes (madal või kõrge R/FR). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).



Joonis 8. Varjutustöötlaste ja taime liigilise kuuluvuse mõju biomassi produktsioonile. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall nelja liigi ln-transformeeritud biomassi kohta erinevates varjutustöötlustes (varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.2.2. Töötlaste mõju lehtede kasvule ja morfoloogiale

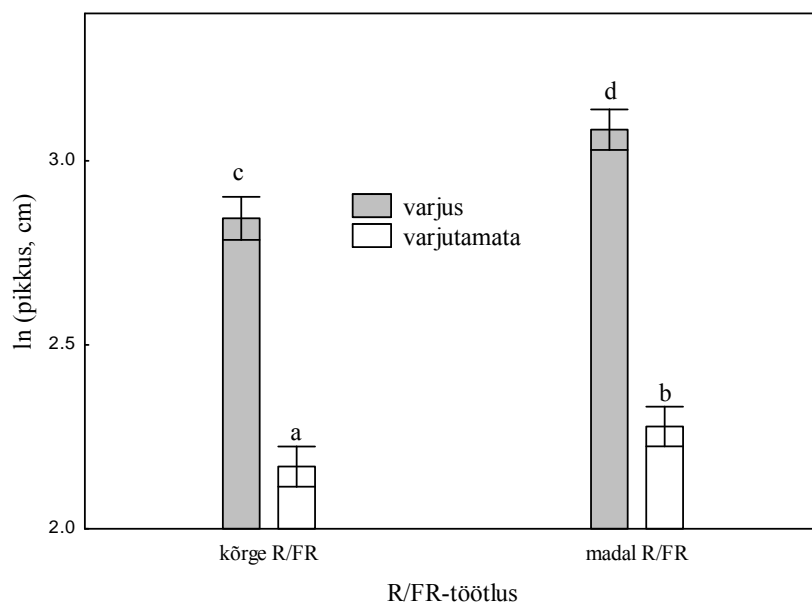
3.2.2.1. Töötlaste mõju taime pikkusele

Statistiliselt oluliseks tulid R/FR-töötlaste \times varjutustöötlaste ja liik \times varjutustöötlaste interaktsioonid (Tabel 8). R/FR-töötlaste mõju taime pikkusele võsu massi ühiku kohta sõltus varjutustöötlaste tasemest (oluline R/FR-töötlaste \times varjutustöötlaste interaktsioon, võsumass lisatud kovariaadina, Tabel 8). Kõrge R/FR-i töötlaste puhul suurendas varjutamine pikkust võsu massi kohta 96% võrra, madala R/FR-i töötlaste puhul aga 124% võrra (Joonis 9). Varjus suurendas madala R/FR-i töötlaste pikkust 27% võrra, varjutamata tingimustes aga 11% võrra (Joonis 9).

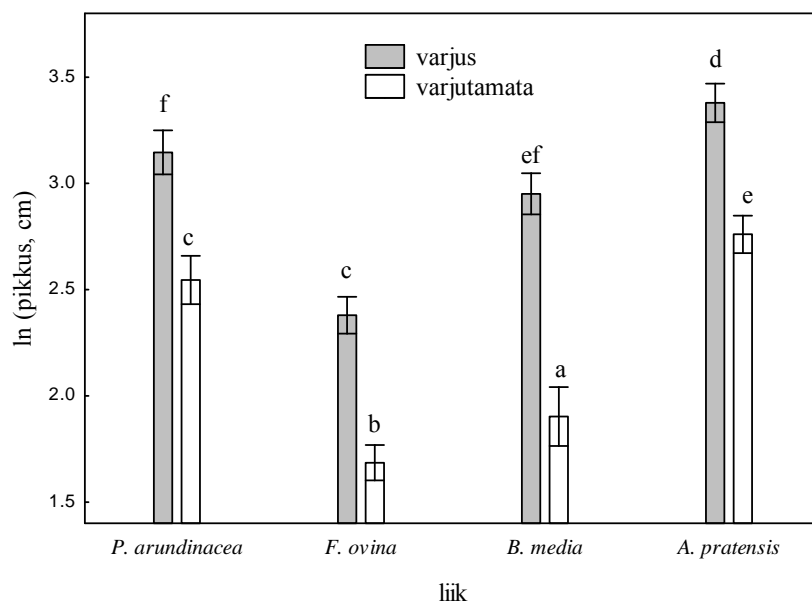
Varjutustöötlaste mõju pikkusele oli eri liikidel erinev (oluline liik \times varjutustöötlaste interaktsioon, Tabel 8). Kõik liigid kasvasid varjus võsu massi ühiku kohta oluliselt pikemaks kui varjutamata tingimustes, kuid mõnel liigil oli reaktsioon varjule tugevam kui teisel liigil. Liik *P. arundinacea* oli varjus 82% võrra, *F. ovina* 100% võrra, *B. media* 185% võrra ning *A. pratensis* 86% võrra pikem kui varjutamata tingimustes (Joonis 10).

Tabel 8. Töötluste mõju taime pikkusele. Tabelis on toodud lineaarse mudeli F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused \ln -transformeeritud pikkuse kohta, kovariaadina on kaasatud \ln -transformeeritud võsu mass. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
\ln võsu mass	1	87.4	<0.0001
Liik	3	148.2	<0.0001
R/FR-töötlus	1	38.4	<0.0001
Varjutustöötlus	1	709.2	<0.0001
Liik×R/FR-töötlus	3	1.7	0.1629
Liik×varjutustöötlus	3	11.8	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	5.0	0.0259
Liik×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	3	2.5	0.0583
Viga	236		



Joonis 9. Valgustöötluste mõju taime pikkusele. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall \ln -transformeeritud taime pikkuse kohta keskmise võsumassi juures (kovariaat \ln -transformeeritud võsu mass) erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).



Joonis 10. Varjutustöötuse ja liigilise kuuluvuse mõju pikkusele. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud taime pikkuse kohta keskmise võsumassi juures (kovariaat ln-transformeeritud võsu mass) erinevates varjutustöötlustes (varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

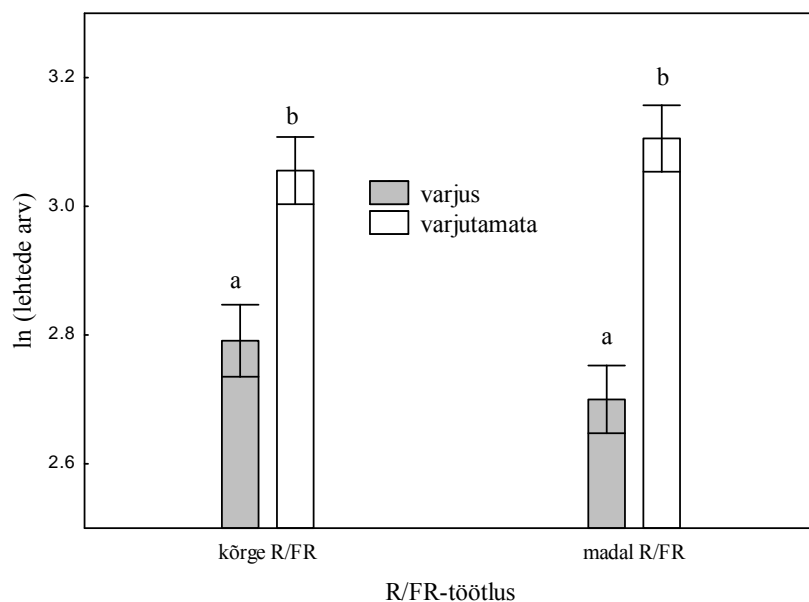
3.2.2.2. Töötluste mõju kasvatatud lehtede arvule

Statistiliselt oluliseks tulid R/FR-töötlus \times varjutustöötlus ja liik \times varjutustöötlus interaktsioonid (Tabel 9). R/FR-töötluste mõju kasvatatud lehtede arvule võsumassi ühiku kohta sõltus varjutustöötluste tasemest (oluline R/FR-töötlus \times varjutustöötlus interaktsioon, võsumass lisatud kovariaadina, Tabel 9). Kõrge R/FR-i töötluste puhul vähendas varjutamine kasvatatud lehtede arvu võsumassi kohta 23% võrra, madala R/FR-i töötluste puhul aga 33% võrra (Joonis 11).

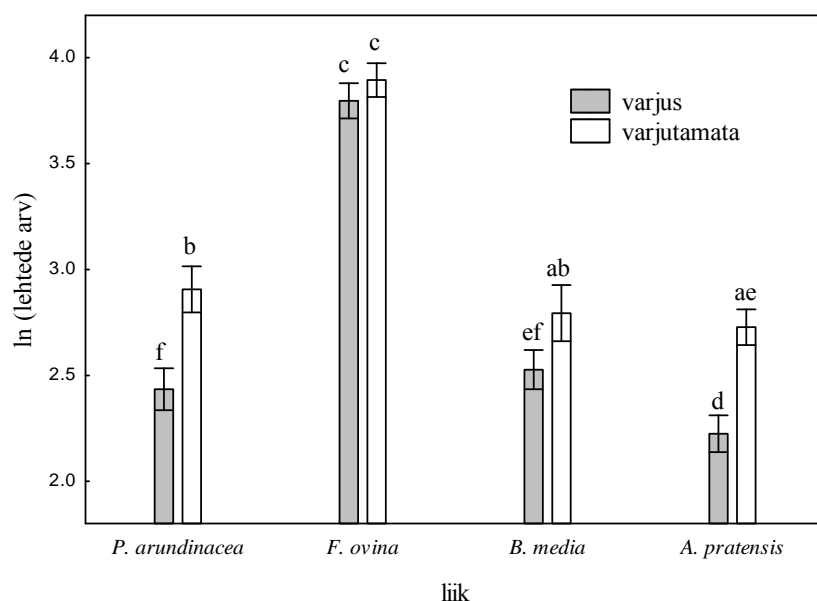
Varjutustöötluste mõju kasvatatud lehtede arvule võsumassi kohta oli eri liikidel erinev (oluline liik \times varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 9). Kõikidel liikidel oli varjus vähem lehti kui varjutamata tingimustes (liigil *F. ovina* mitteoluliselt, Tukey test, Joonis 12), kuid varjureaktsiooni tugevus oli liigiti erinev. Liigil *P. arundinacea* oli varjus 38% võrra, liigil *B. media* 23% võrra, liigil *A. pratensis* 40% võrra ning liigil *F. ovina* 9% võrra vähem lehti kui varjutamata tingimustes.

Tabel 9. Töötluste mõju kasvatatud lehtede arvule. Tabelis on toodud lineaarse mudeli F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused \ln -transformeeritud lehtede arvu kohta, kovariaadina on kaasatud \ln -transformeeritud võsu mass. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
Ln võsu mass	1	269.3	<0.0001
Liik	3	511.2	<0.0001
R/FR-töötlus	1	0.6	0.4452
Varjutustöötlus	1	158.6	<0.0001
Liik×R/FR-töötlus	3	1.4	0.2573
Liik×varjutustöötlus	3	13.2	<0.0001
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	6.3	0.0130
Liik×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	3	0.7	0.5330
Viga	236		



Joonis 11. Valgustöötluste mõju kasvatatud lehtede arvule. Joonisel on näidatud keskväärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall \ln -transformeeritud lehtede arvu kohta keskmise võsumassi juures (kovariaat \ln -transformeeritud võsu mass) erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).



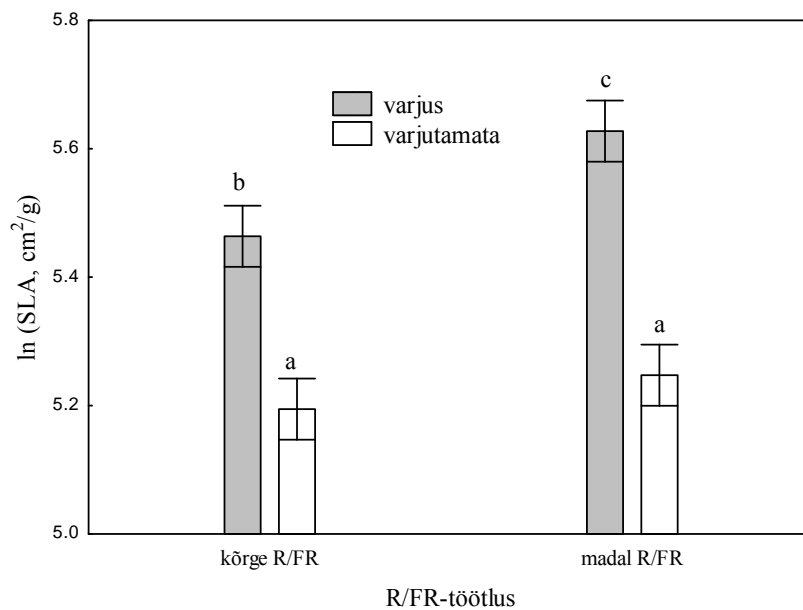
Joonis 12. Varjutustöötuse ja liigilise kuuluvuse mõju kasvatatud lehtede arvule. Joonisel on näidatud keskväärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall nelja liigi ln-transformeeritud lehtede arvu kohta keskmise võsumassi juures (kovariaat ln-transformeeritud võsu mass) erinevates varjutustöötlustes (varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.2.2.3. Töötluste mõju lehe eripinnale

R/FR-i töötluste mõju lehe eripinnale (SLA) sõltus varjutustöötluste tasemest (oluline R/FR-töötlus \times varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 10). Varjutamine suurendas SLA-d oluliselt - kõrge R/FR-i töötluste puhul 31% võrra, madala R/FR-i töötluste puhul aga 46% võrra (Joonis 13). SLA oli liigiti oluliselt erinev (oluline liigi peamõju, Tabel 10), kuid reaktsioonid töötlustele olid liigiti sarnased (interaktsioonid liigi mõjuga statistiliselt mitteolulised, Tabel 10).

Tabel 10. Töötluste mõju lehe eripinnale (SLA). Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F, P ja df (vabadusastmete arv) väärtused ln-transformeeritud SLA kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	P
Liik	3	386.2	<0.0001
R/FR-töötlus	1	20.4	<0.0001
Varjutustöötlus	1	182.7	<0.0001
Liik \times R/FR-töötlus	3	0.2	0.8694
Liik \times varjutustöötlus	3	0.8	0.4989
R/FR-töötlus \times varjutustöötlus	1	5.3	0.0228
Liik \times R/FR-töötlus \times varjutustöötlus	3	1.2	0.3172
Viga	112		



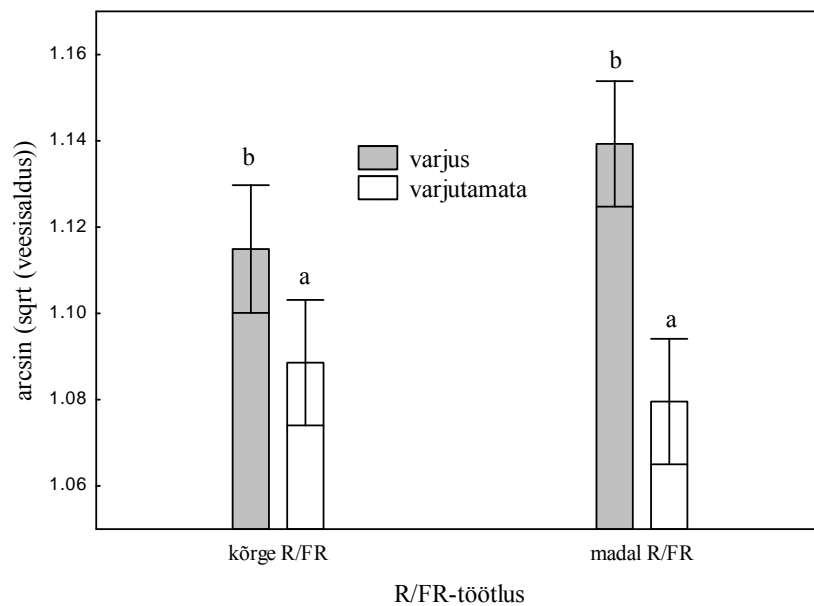
Joonis 13. Valgustöötluste mõju lehe eripinnale. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud SLA kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

3.2.2.4. Töötluste mõju lehe veesisaldusele

Varjutustöötluse mõju lehe veesisaldusele sõltus R/FR-i töötuse tasemest (oluline R/FR-töötlus \times varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 11). Varjutamise mõju oli tugevam madala R/FR-i töötuse puhul - lehe veesisaldus tõusis 77,7%-lt 82,5%-le (Joonis 14). Kõrge R/FR-i töötuse puhul tõusis lehe veesisaldus varjutamisega vähem (78,5%-lt 80,6%-le, Joonis 14). Lehtede veesisaldus oli liigiti oluliselt erinev (oluline liigi peamõju, Tabel 11), kuid reaktsioonid töötlustele olid liigiti sarnased (interaktsioonid liigi mõjuga statistiliselt mitteolulised, Tabel 11).

Tabel 11. Töötluste mõju lehe veesisalduse. Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused (arcsin(sqrt))-transformeeritud veesisalduse kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	<i>P</i>
Liik	3	40.0	<0.0001
R/FR-töötlus	1	1.1	0.3013
Varjutustöötlus	1	34.1	<0.0001
Liik \times R/FR-töötlus	3	1.5	0.2135
Liik \times varjutustöötlus	3	1.0	0.4147
R/FR-töötlus \times varjutustöötlus	1	5.1	0.0256
Liik \times R/FR-töötlus \times varjutustöötlus	3	1.2	0.3181
Viga	111		



Joonis 14. Valgustöötluste mõju lehe veesisaldusele. Joonisel on näidatud keskvaärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall (arcsin(sqrt))-transformeeritud veesisalduse kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

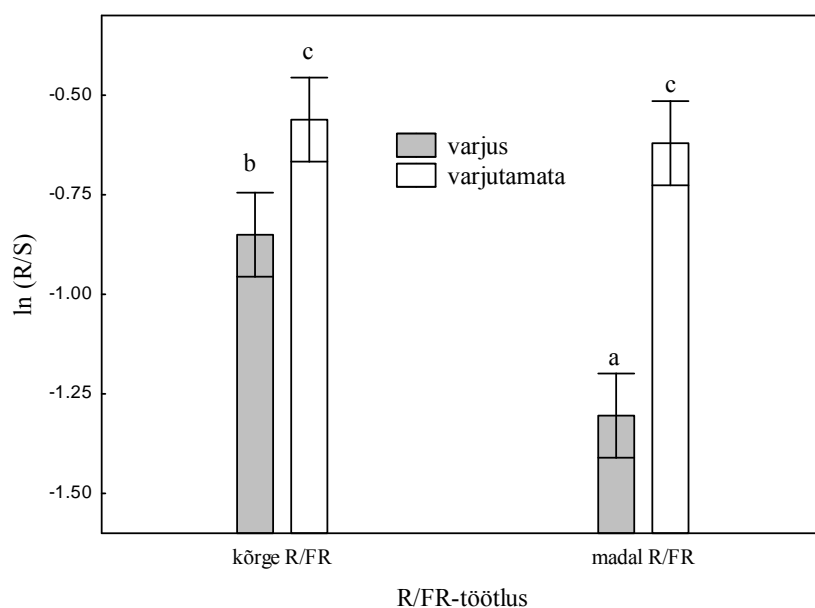
3.2.3. Töötluste mõju biomassi allokatsioonile juurte ja võsu vahel

Varjutustöötluste mõju biomassi allokatsioonile juurte ja võsu vahel sõltus R/FR-i töötluste tasemest (oluline R/FR-töötlus \times varjutustöötlus interaktsioon, Tabel 12). Varjutamata taimedele R/FR-i töötlus juurte ja võsu biomasside suhtele (R/S) olulist mõju ei avaldanud (Joonis 15). Varjus kasvanud taimede puhul alanes R/S-suhe 0,43-lt kõrge R/FR-suhte juures 0,27-le madala R/FR-suhte juures (Joonis 15).

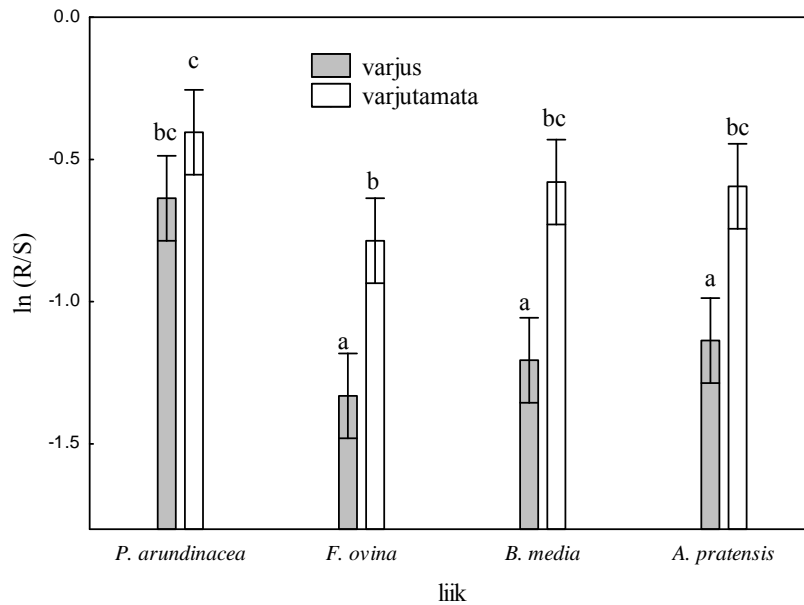
Varjus olid kõigil neljal liigil madalamad R/S-suhted kui varjutamata töötlustes, kuid varjureaktsiooni ulatus oli liigiti erinev (liik \times varjutustöötlus interaktsioon marginaalselt mitteoluline, Tabel 12). Liigil *P. arundinacea* alanes R/S-suhe 0,67-lt varjutamata tingimustes 0,53-le varjus (muutus polnud statistiliselt oluline, Tukey test, Joonis 16). Teiste liikide puhul oli muutus allokatsioonis suurema ulatusega ja statistiliselt oluline: R/S-suhe alanes liigil *F. ovina* 0,46-lt varjutamata tingimustes 0,26-le varjus, liigil *B. media* vastavalt 0,56-lt 0,30-le ning liigil *A. pratensis* 0,55-lt 0,32-le (Tukey test, Joonis 16).

Tabel 12. Töötluste mõju biomassi allokatsioonile juurte ja võsu vahel. Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused ln-transformeeritud juur/võsu-suhte kohta. Statistiliselt olulised mõjud on märgitud paksu kirjaga.

Efekt	df	F	<i>P</i>
Liik	3	18.0	<0.0001
R/FR-töötlus	1	23.2	<0.0001
Varjutustöötlus	1	83.4	<0.0001
Liik×R/FR-töötlus	3	0.58	0.6270
Liik×varjutustöötlus	3	2.7	0.0513
R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	13.7	0.0003
Liik×R/FR-töötlus×varjutustöötlus	3	1.00	0.3976
Viga	112		



Joonis 15. Valgustöötluste mõju biomassi allokatsioonile juurte (R) ja võsu (S) vahel. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall ln-transformeeritud juurte ja võsu masside suhte kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).



Joonis 16. Varjutustöötuse ja liigilise kuuluvuse mõju biomassi allokatsioonile juurte (R) ja võsu (S) vahel. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall nelja liigi ln-transformeeritud juurte ja võsu masside suhte kohta erinevates varjutustöötlustes (varjus või varjutamata). Erineva tähtede kombinatsiooniga märgitud keskmised erinevad oluliselt üksteisest ($P < 0.05$, Tukey test).

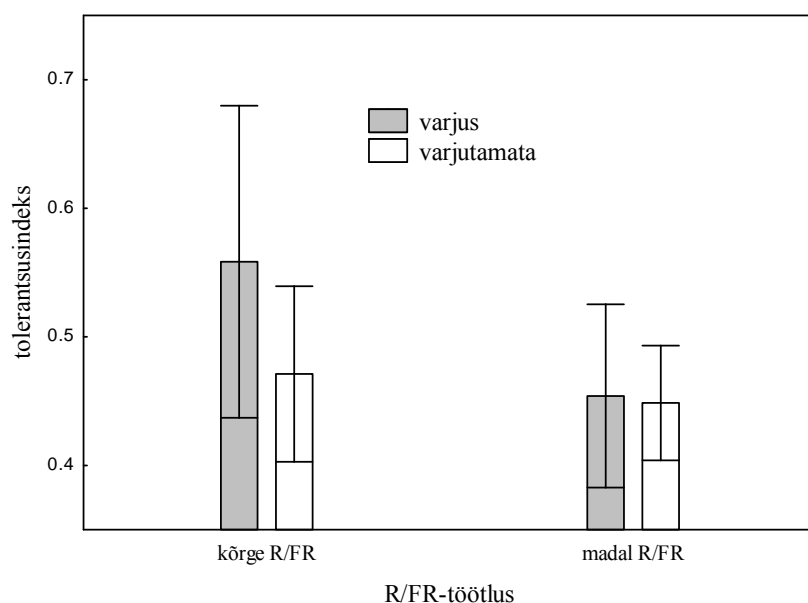
3.3. Töötluste mõju simuleeritud maapealse herbivooria tolerantsusele

Kõigil neljal liigil põhjustas madala R/FR-i töötlus tolerantsuse langust (Tabel 13, Joonised 17-20). Liikide *F. ovina* ja *A. pratensis* puhul oli see langus statistiliselt oluline, liigil *P. arundinacea* marginaalselt mitteoluline ja *B. media* puhul statistiliselt mitteoluline (Tabel 13). Liigil *F. ovina* kasvas simuleeritud herbivooria järgselt madala R/FR-i töötluste juures tagasi keskmiselt 26% äralõigatud võsumassist ja kõrge R/FR-i töötluste juures 51%, liigil *A. pratensis* madala R/FR juures 30% ja kõrge R/FR juures 39%, liigil *P. arundinacea* madala R/FR juures 19% ja kõrge R/FR juures 24% ning liigil *B. media* madala R/FR juures 10% ja kõrge R/FR juures 21% võsumassist (Joonised 17-20).

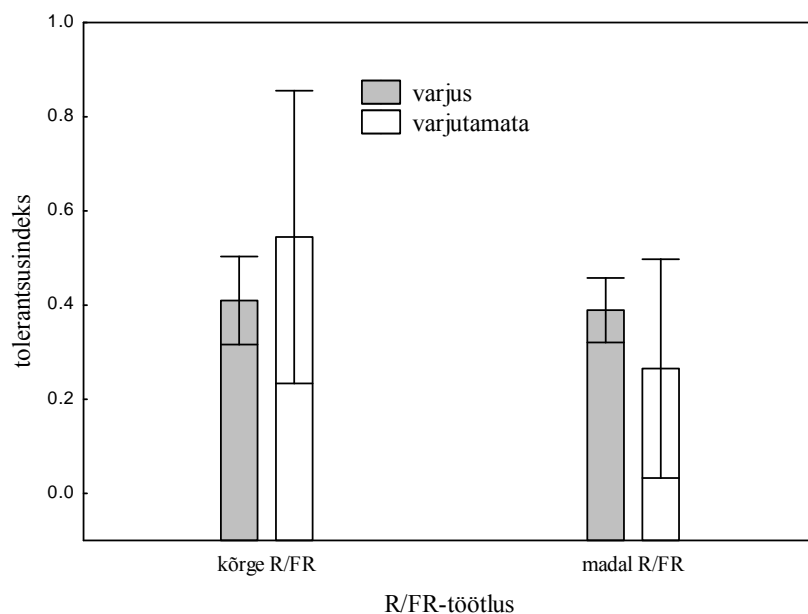
Varjutamine mõjutas tolerantsust oluliselt vaid liigil *F. ovina* (oluline varjutustöötluste peamõju, Tabel 13), põhjustades tolerantsuse langust. Varjus kasvas simuleeritud herbivooria järgselt tagasi keskmiselt 28% taimede äralõigatud võsumassist, varjutamata tingimustes aga 49% äralõigatud massist (Joonis 19).

Tabel 13. Töötluste mõju simuleeritud maapealse herbivooria tolerantsusele. Tabelis on toodud faktoriaalse ANOVA F , P ja df (vabadusastmete arv) väärtused tolerantsusindeksi ($\arcsin(\sqrt{\text{suhe}})$)-transformeeritud teisel lõikudel ja esimesel lõikudel kogutud maapealsete biomasside suhte) kohta liigi kaupa. Statistiliselt olulised mõjud ($P < 0.05$) on märgitud paksu kirjaga.

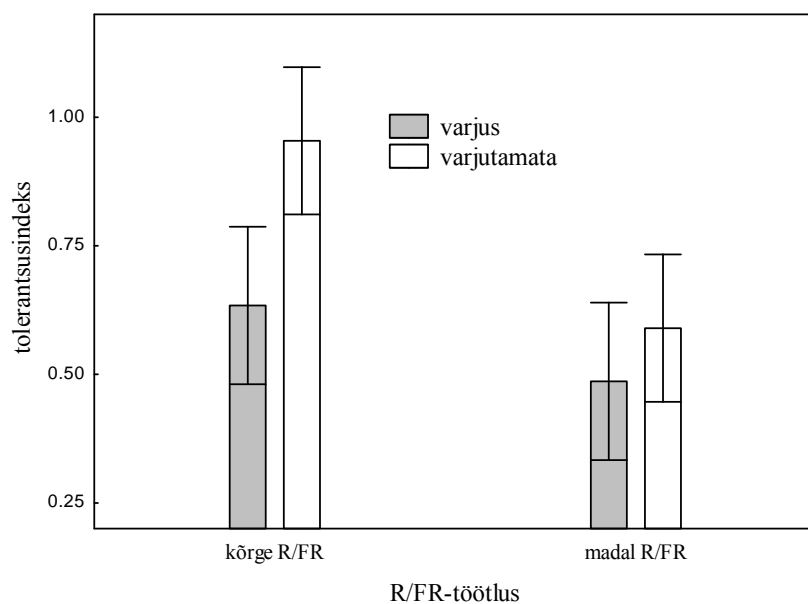
Liik	Efekt	df	F	P
<i>P. arundinacea</i>	R/FR-töötlus	1	4.0	0.0555
	Varjutustöötlus	1	2.2	0.1547
	R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	1.7	0.2066
	Viga	25		
<i>B. media</i>	R/FR-töötlus	1	2.7	0.1164
	Varjutustöötlus	1	0.003	0.9538
	R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	2.0	0.1725
	Viga	23		
<i>F. ovina</i>	R/FR-töötlus	1	12.6	0.0015
	Varjutustöötlus	1	8.6	0.0069
	R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	2.3	0.1450
	Viga	26		
<i>A. pratensis</i>	R/FR-töötlus	1	5.7	0.0245
	Varjutustöötlus	1	0.6	0.4453
	R/FR-töötlus×varjutustöötlus	1	0.2	0.6239
	Viga	26		



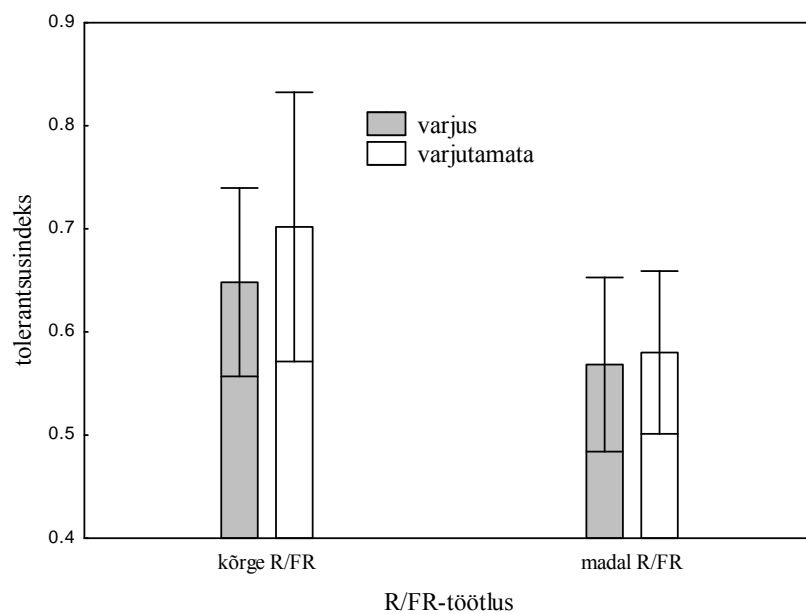
Joonis 17. Valgustöötluste mõju *P. arundinacea* tolerantsusele simuleeritud herbivooria suhtes. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall liigi *P. arundinacea* tolerantsusindeksi ($\arcsin(\sqrt{\text{suhe}})$)-transformeeritud teisel lõikudel ja esimesel lõikudel kogutud maapealsete biomasside suhte) kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata).



Joonis 18. Valgustöötluste mõju liigi *B. media* tolerantsusele. Joonisel on näidatud keskvaärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall liigi *B. media* tolerantsusindeksi (arcsin(sqrt)-transformeeritud teisel lõikusel ja esimesel lõikusel kogutud maapealsete biomasside suhe) kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata).



Joonis 19. Valgustöötluste mõju liigi *F. ovina* tolerantsusele. Joonisel on näidatud keskvaärtused \pm keskmise 95%-usaldusintervall liigi *F. ovina* tolerantsusindeksi (arcsin(sqrt)-transformeeritud teisel lõikusel ja esimesel lõikusel kogutud maapealsete biomasside suhe) kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata).



Joonis 20. Valgustöötluste mõju liigi *A. pratensis* tolerantsusele. Joonisel on näidatud keskvaartused \pm keskmise 95%-usaldusintervall liigi *A. pratensis* tolerantsusindeksi ($\arcsin(\sqrt{x})$ -transformeeritud teisel lõikusel ja esimesel lõikusel kogutud maaepalsete biomasside suhe) kohta erinevates valgustöötlustes (madal või kõrge R/FR; varjus või varjutamata).

4. Arutelu

4.1. Töötluste mõju valgustingimustele ja mikrokliimale

Pillirooseinte (varjutustöötluste) abil õnnestus vähendada taimedeni jõudvat PAR-i hulka piisavalt mimikeerimaks valguskonkurentsi olemasolu ning taimekardin (R/FR-töötlus) põhjustas R/FR-suhtes piisava languse simuleerimaks läheneva konkurentsi ohtu. Töötluste tekitamiseks kasutatud materjalid neelasid või peegeldasid valguskiirgust sõltuvalt ilmast aga erinevalt ning tulemusena oli pillirooseinte varjutusefekt ning taimekardina mõju R/FR-suhte vähendajana tugevam päikselise ilma korral. Eksperimendi kestel oli (Tartu-Tõravere meteoroloogiajaama ja Tartu observatooriumi andmeil) päikesepaistet keskmiselt 4 tundi päevas (keskmine päevapikkus sel ajavahemikul oli 15 tundi; Kallis *et al.* 2013). Tulemuste interpreteerimisel peab seega arvestama asjaoluga, et valdavalt kasvasid taimed pilvistes oludes, kus töötluste efekt oli võrreldes päikselise ilmaga väiksem.

Taimekardina olemasolu PAR-i kättesaadavust üldiselt ei mõjutanud, välja arvatud päikselise ilma korral pillirooseinte vahel madalatel kõrgustel, kus taimekardina olemasolu viis PAR-i kättesaadavuse kohati kriitiliselt madalaks (PAR-i hulk langes 16%-lt taimekardina puudumisel 8%-le taimekardina olemasolul). Seetõttu oli selles töötlustes valguse kui ressursi ja valguse kui signaali eraldiseisva mõju tõlgendamine komplitseeritud ja seda töötlust käsitleti kui ekstreemset valguse limiteeritust, mis peaks taimedele tekitama tugevat abiootilist stressi. Kuna varjutamata tingimustes taimekardin taimedele kättesaadavat PAR-i hulka ei mõjutanud, siis võib nendes töötlustes madala R/FR-i töötluste mõju tõlgendada kui läheneva konkurentsi signaali mõju ilma kaasneva mõjuta ressursitasemele. Seega on sellest töötlustest põhjustatud muutused kasvus ja herbivooria tolerantsuses tõlgendatavad aktiivse kasvu ja herbivooria tolerantsuse regulatsioonina.

Pillirooseinad R/FR-suhet üldiselt ei mõjutanud, välja arvatud pilvise ilma korral, mil kaugpunase kiirguse peegeldamise tõttu pillirooseinad tõstsid veidi R/FR-suhet. Võrreldes taimekardina mõjuga oli pillirooseinte mõju R/FR-suhtele siiski marginaalne. Küll aga mõjutasid pillirooseinad oluliselt töötlustes valitsevat mikrokliimat. Pillirooseinte vahel oli õhutemperatuur madalam, suhteline õhuniiskus kõrgem ning tuule kiirus väiksem kui väljaspool pillirooseinu. Tuulekiirust langetas oluliselt ka taimekardina olemasolu. Seega võisid katse tulemused lisaks valgussignaalidele mõjutada ka pillirooseintest ja taimekardinast tingitud muutused mikrokliimas. Sellised muutused mikrokliimas on

iseloomulikud ka looduslikust taimkattest põhjustatud varjule ning mängivad seetõttu taimede interaktsioonide modifitseerimisel olulist rolli ka looduses. Seega on tööstlustest tingitud muutused mikrokliimas olulised, et eksperimendi tulemusi oleks võimalik ekstrapoleerida reaalses ökoloogilises kontekstis toimuvasse (Bertness & Callaway 1994; Callaway 2007).

4.2. Valguse kvantiteedi mõju kasvule

Valguse kvantiteedi ehk PAR-i kättesaadavuse vähendamine (keskmiselt 45% või 17% PAR-ist kättesaadav vastavalt ilmale, Lisa 1) kas soodustas taimede kasvu või ei mõjutanud biomassi produktsiooni võrreldes varjutamata tingimustega (keskmiselt 111% või 67% PAR-ist kättesaadav vastavalt ilmale, Lisa 1). Liikidevaheline võrdlus paljastas, et varjutamine soodustas kasvu oluliselt vaid toitainetevaeste kasvukohtade liigil *B. media*. Ülejäänud liigid (*A. pratensis*, *F. ovina* ja *P. arundinacea*) säilitasid varjus ligikaudu samasuguse kasvu olenemata sellest, et valgusressurssi oli oluliselt vähem (Joonis 8).

Liigid *A. pratensis*, *F. ovina* ja *P. arundinacea* võisid oma kasvu mõõdukas varjus säilitada tänu PAR-ist indutseeritud plastilistele reaktsioonidele ning koos varjuga kaasnevatele parematele mikrokliimaatilistele tingimustele. Mitmetes eksperimentides on näidatud plastiliste reaktsioonide soodustavat mõju varjus kasvu alalhoidmisele (Schmitt, McCormac & Smith 1995; Schmitt 1997; Li *et al.* 2001; Semchenko *et al.* 2012). Kõikide liikide morfoloogia ja allokatsioonistrateegia oli varjus võrreldes varjutamata tingimustes kasvanud taimedega erinev. Taimed allokeerisid varjus ressursse rohkem maapealsetesse osadesse ja kasvasid oluliselt pikemaks, mis võis valgusressursi püüdmisel edu tuua, kuna kõrgusega valgusolud paranesid. Samuti produtseerisid taimed vähem lehti, kuid seejuures oli nende SLA ja veesisaldus suuremad. Suurem SLA ja veesisaldus on seotud madalamate lehe ülesehitamiskuludega ning fotosünteesi suurenenud efektiivsusega (Feng, Fu & Zheng 2008). Seega ilmutasid kõik liigid vastusena varjule oma morfoloogias ja allokatsioonis tüüpilisi varjureaktsioone (Givnish 1988; Poorter 1999; Ballaré 2009; Salgado-Luarte & Gianoli 2011).

Antud eksperimendis kaasnesid varjuga ka soodsamad mikrokliimaatilised tingimused, mis võisid vähendada kuumastressi, evapotranspiratsiooni ja tuulest tingitud mehaanilist stressi soodustada taimede kasvu, samas kui varjutamata tingimustes võis liiga intensiivne valguskiirgus taimede kasvu fotoinhibitsiooni tekkimise tõttu piirata (Valladares 2003;

Callaway 2007). Seega võisid varjus PAR-i kättesaadavuse limiteeritust puhverdada PAR-i langusest indutseeritud plastilised reaktsioonid ning mikrokliimaatilised tingimused, ehk teisisõnu PAR mõjutas kasvu liikidel *A. pratensis*, *F. ovina* ja *P. arundinacea* kui ressurss (PAR-i limiteeritus aktiveeris plastilised reaktsioonid) ja läbi varjuga kaasnevate paremate mikrokliimaatiliste tingimuste toomis mõõdukas PAR-i langus kui abiootilise stressi leevendaja ja soodustas kasvu (fasilitatsioon; Bertness & Callaway 1994; Callaway 2007).

Seda, et PAR toimib kui kasvu reguleerija (ressursside investeerimissignaalina) nende liikide puhul väita ei saa. Kuna liikide *A. pratensis* ja *P. arundinacea* puhul on tegemist toitaineterikaste kasvukohtade liikidega, kes ongi kohastunud mõõduka varju tingimustega ning on avatud kasvukohtadele iseloomuliku abiootilise stressi suhtes tundlikud, siis peakski nende kasv mõõduka PAR-i limitatsiooni korral pigem soodustatud olema (Liancourt, Callaway & Michalet 2005; Semchenko *et al.* 2012). Liigi *F. ovina* kui toitainetevaeste kasvukohtade liigi puhul võib küll kahtlustada, et PAR toimib kui investeerimissignaal, kuid muutus kasvus vastusena varjule oli liiga väike (ning kasv varjus pigem langes, kuigi see langus polnud statistiliselt oluline, Joonis 8), et siinkohal PAR-ile kasvu reguleeriva signaali rolli omistada.

Ainsana reageeris mõõdukale varjule oma kasvus positiivselt liik *B. media*. Liigi *B. media* kasv varjus lausa rohkem kui kahekordistus võrreldes varjutamata tingimustega (Joonis 8). Kasvu suurenemist varjus võivad osaliselt seletada liigi *B. media* plastilised reaktsioonid vastusena mõõdukale varjule. Nimelt suurenes varjus märkimisväärselt (ligi kolmekordistus) liigi *B. media* pikkus, kuid seejuures toimus lehtede arvus kõigest mõõdukas langus (Lisa 2). Tulemusena oli liigi *B. media* võsu ruumala varjus suurem kui varjutamata tingimustes. Lisaks oli liigil *B. media* varjus suurem ka SLA ja lehtede veesisaldus, mis selle liigi valgusressursi püüdmist tõhusalt parandada. Suurem võsu ruumala varjus ning suurem SLA ja lehtede veesisaldus olid samas iseloomulikud ka liigile *F. ovina*, kuid selle liigi puhul see strateegia varjus kasvu ei suurendanud. Samuti olid varjus suurenenud SLA ja lehtede veesisaldus iseloomulikud ka liikidele *A. pratensis* ja *P. arundinacea*, kuid ka nende kasv ei olnud varjus suurem. Seega võisid eelpoolnimetatud morfoloogilised muutused küll parandada liigi *B. media* valgusressursi püüdmist varjulistes tingimustes, kuid arvestades asjaolu, et ülejäänud liigid ilmutasid morfoloogias vastusena varjule sarnaseid muutusi, aga seejuures ei kasvanud varjus suuremaks, ei ole siinkohal liigi *B. media* silmatorkav parem kasv varjus seletatav üksnes morfoloogiliste muutustega.

Kuna liigi *B. media* näol on tegemist toitainetevaeste kasvukohtade liigiga, mis on evolutsioneerunud suure kiirgusintensiivsusega kasvutingimustes, siis oleks selle liigi kasv pidanud olema soodustatud just varjutamata tingimustes. Kasv oleks varjutamata tingimustes pidanud olema eriti soodustatud, kuna eksperimendis puudusid toitainetelimitatsioon ja veestress, mida peetakse liigi *B. media* kasvu piiravateks faktoriteks looduslikes tingimustes (Dixon 2002). Seega, kuna tegemist on suure kiirgusintensiivsusega kohastunud liigiga, siis ei saanud vari antud liigi kasvu soodustada kui abiootilise stressi leevendaja, sest toitainetevaeste kasvukohtade liigid peaks vähenenud PAR-i stressina kogema (Choler, Michalet & Callaway 2001; Liancourt, Callaway & Michalet 2005; Semchenko *et al.* 2012).

Asjaolu, et valges olid liigi *B. media* isendid väiksema kasvuga võis olla tingitud sellest, et nad allokeerisid kasvu asemel ressursse muudesse funktsioonidesse. Kuna liigil *B. media* on nii patogeenidest kui herbivooridest vaenlasi (Dixon 2002), siis võis varjutamata tingimustes, kus konkurents naabritega puudub ja herbivooria on suurema tähtsusega kohasuse kujunemisel, toimuda ressursside allokeerimine näiteks keemilisse kaitsesse, mille tagajärjena tuli kompromissile minna kasvu osas. Püstitatud oletust toetavad arvukad eksperimendid, kus on demonstreeritud kasvu ja keemilise kaitse vahel esinevat lõivusuhet (Coley 1988; Feng *et al.* 2009; Rose *et al.* 2009; Huang *et al.* 2010; Züst *et al.* 2011). Samuti mitmed eksperimendid, kus on manipuleeritud taime valguskeskkonda, on näidanud, et just valguse intensiivsuse vähenemine ja/või madal R/FR-suhe tõstavad taime atraktiivsust herbivooride ja patogeenide jaoks, kuna väheneb taime investeering keemilisse kaitsesse või herbivooria tolerantsusesse (Pierson, Mack & Black 1990; Siemens *et al.* 2002; Cipollini 2004; Kurashige & Agrawal 2005; Izaguirre *et al.* 2006; Moreno *et al.* 2009; Shibuya *et al.* 2010; Salgado-Luarte & Gianoli 2011).

Seega võis liigi *B. media* puhul PAR mängida kasvu reguleeriva signaali rolli, kus valges toimus ressursside eelistatud allokeerimine kaitsesse (resistentsusesse/herbivooria tolerantsusesse) ja varjus toimus ümberlülitus kaitselt kasvule. Antud eksperimendis PAR-i langus liigi *B. media* herbivooria tolerantsust siiski ei mõjutanud (Tabel 13). Seetõttu tuleks edaspidi kontrollida, kas tegu võis olla keemilise kaitse allaregulatsiooniga, mida antud eksperimendis ei mõõdetud. Eksperimendis saadud tulemustele lisab siiski kaalu see, et liigi *B. media* kasvu suurenemist vastusena varjule on täheldatud varjutamiskatses ka varem, kus 50%-lisel PAR-i kättesaadavuse vähenemisel oli liigi *B. media* kasv oluliselt suurem kui 100%-lise valguse juures (Semchenko *et al.* 2012).

Ometi on liiki *B. media* kirjeldatud kui valguslembest ja täheldatud, et teda ei esine kasvukohtades, kus kättesaadava PAR-i hulk langeb alla 40% (Ellenberg 1988; Dixon 2002), mis tundub vastuoluline eksperimentide tulemustega, kus varjul on liigi *B. media* kasvule soodustav mõju. Põhjus võib olla selles, et antud eksperimentides puudus juurkonkurents taimede vahel. On täheldatud, et liik *B. media* on tundlik juurkonkurentsi suhtes (McLellan, Law & Fitter 1997). Seega on võimalik, et liik *B. media* on varjulistest kasvukohtadest tõrjutud juurkonkurentsi tõttu, mille negatiivsed mõjud kaaluvad varju kasvu ülesreguleeriva mõju üles.

Samuti on täheldatud, et kuigi liik *B. media* võib juurkonkurentsi puudumisel päris tugevat varju taluda, siis pole ta mingitel põhjustel ikkagi võimeline varjus õitsema ja seemneid produtseerima ning seega võib liik *B. media* varjulistest keskkondadest puududa, kuna ei suuda sealsetes oludes jätkusuutlikku populatsiooni luua (Dixon 2002). Kuna antud eksperimendis ei õitsenud ega produtseerinud seemneid ükski liik, siis lõplikku hinnangut liigi *B. media* kohasuse kohta varjulistes tingimustes anda ei saa ja seega on võimalik, et hoolimata suuremast kasvust varjus võib liigi *B. media* kohasus varjus siiski madalam olla kui varjutamata tingimustes.

4.3. Valguse kvaliteedi mõju kasvule

Valguse kvaliteedi muutuse ehk madala R/FR-suhte eraldiseisvat mõju kasvule antud eksperimendis tuvastada ei suudetud. Taimede kasv madala R/FR-suhte juures varjutamata tingimustes ei erinenud oluliselt kõrge R/FR-suhte juures kasvanud taimede kasvust (Joonis 6). Ka töötluses, kus madal R/FR-suhe oli kombineeritud varjuga, ei tulnud madala R/FR-i positiivne mõju kasvule ilmsiks, kuigi katsetes täheldatud madala R/FR-suhte kasvu soodustava mõju tõttu oleks vari kombinatsioonis madala R/FR-suhtega hüpoteetiliselt võinud taimede kasvu stimuleerida veel enamgi (Ballaré, Scopel & Sanchez 1991; Stuefer & Huber 1998). Kombinatsioonis varjuga oli madalal R/FR-suhtel kasvule aga hoopis negatiivne mõju (Joonis 6). See võis tuleneda sellest, et eksperimendis R/FR-suhte vähendamiseks kasutatud elavatest taimedest kardin viis taimedele kättesaadava PAR-i hulga kohati vaid 8%-le täisvalgusest (Joonis 3, Lisa 1), mistõttu siinkohal ei saa kasvu langust madala R/FR-suhte kui signaali mõjuks lugeda, vaid tegemist oli ilmselt PAR-i ekstreemsest limitatsioonist tuleneva passiivse kasvureaktsiooniga vastusena valgusressursi limiteeritusest tulenevale tugevale abiootilisele stressile (Wright & McConnaughay 2002; Van Kleunen & Fischer 2005; Semchenko *et al.* 2012). On

näidatud, et fotosünteesiks kättesaadava valguse 10%-ni vähenemine on paljudele rohumaaakõrrelistele kasvamiseks ebasoodne keskkond (Semchenko *et al.* 2012). Seega polnud siinkohal ilmselt tegemist aktiivse kasvu regulatsiooniga vastusena läheneva konkurentsi signaalile ja antud eksperimendi omapärade tõttu toetavad meie tulemused valdavat arusaama, et muutused biomassi produktsioonis on seotud eelkõige PAR-i kui ressursi kättesaadavusega (Aphalo & Ballaré 1995).

4.4. Valguse kvantiteedi ja kvaliteedi mõju herbivooria tolerantsusele

Kuigi siiani on katseliselt näidatud, et just PAR-i kättesaadavuse limiteeritus põhjustab herbivooria tolerantsuse languse, kuna valguse limiteerituse tingimustes ei suuda taimed sama hästi tagasi kasvada kui valguse külluses (Hawkes & Sullivan 2001; Wise & Abrahamson 2005; 2007; Salgado-Luarte & Gianoli 2011), siis antud eksperimendis oli varjutamise mõju herbivooria tolerantsusele vähemärgatav. Varjutamine põhjustas küll tolerantsuse langust, kuid see mõju oli statistiliselt oluline vaid liigi *F. ovina* puhul (Tabel 13). Samuti ei leitud antud eksperimendis olulist seost R/S-suhte ja tolerantsuse vahel (Lisa 3), mida peetakse herbivooria tolerantsuse üheks peamiseks mehhanismiks (Van der Meijden, Wijn & Verkaar 1988; Strauss & Agrawal 1999; Tiffin 2000).

Eksperimendis oli ilmsem just madala R/FR-suhte mõju, mis põhjustas kõikidel liikidel tolerantsuse langust – liikidel *A. pratensis* ja *F. ovina* oluliselt, liigil *P. arundinacea* marginaalselt mitteoluliselt ning liigil *B. media* mitteoluliselt (Tabel 13). Kuna madal R/FR-suhe taimedele kättesaadavat valgusressurssi ei vähenda ning kuna simuleeritud herbivooria tolerantsuse katse tulemustes R/FR-töötlus×varjutustöötlus interaktsioon puudus (Tabel 13), siis võib järeldada, et madala R/FR-i töötlus mõjutab herbivooria tolerantsust kui signaal ja langetas ressursside investeerimist herbivooria tolerantsusesse. Seega võib madal R/FR-signaal mängida taime kasvustrategia muutmises tõenäoliselt olulist rolli ning mõjutab seejuures ka taimede ressursside investeerimist herbivooria tolerantsusse.

Kuna on näidatud, et fütokroom mõjutab taimede R/S-suhet (Britz 1990; Salisbury *et al.* 2007), siis on võimalik, et madal R/FR-suhe mõjutab taimede herbivooria tolerantsust muutes nende ressursside allokatsiooni juurte ja võsu vahel (R/S-suhe). Kui taimed allokeerivad madala R/FR-suhte juures rohkem ressursse maapealsetesse osadesse, et lähenevat valguskonkurentsi ennetada, siis võib biomassi tagasikasv herbivooria järel olla

piiratud vähenenud maa-aluste süsinikuvarude tõttu (Strauss & Agrawal 1999; Stowe *et al.* 2000; Tiffin 2000). Antud eksperimendis allokeerisid taimed rohkem ressursse maapealsetesse osadesse aga just vastusena vähenenud PAR-i hulgale. Vastusena madalale R/FR-suhtele muutus allokatsioon vaid kombinatsioonis varjutusega (Joonis 15) ning ka see reaktsioon tulenes ilmselt PAR-i langusest, kuna varjus taimekardina olemasolu mõjutas lisaks R/FR-suhtele negatiivselt ka PAR-i hulka. Varjutamata oludes madal R/FR-suhe R/S-suhet ei mõjutanud. Antud eksperimendi tulemuste põhjal oli aga madalal R/FR-suhtel herbivooria tolerantsusele eraldiseisev mõju ning isegi kolme liigi puhul oli reaktsioon madalale R/FR-suhtele tolerantsuses tugevam pigem varjutamata tingimustes kui varjus. Seega plastilisus R/S-suhtes antud eksperimendis muutusi tolerantsuses ei selgita (Lisa 3).

Madala R/FR-suhte mõju herbivooria tolerantsusele võis tuleneda sellest, et madal R/FR-suhe võib fütokroomi vahendusel mõjutada ressursside allokatsiooni meristeemidesse (Schmitt & Wulff 1993). Võimalik, et konkurentsisignaalist põhjustatud apikaalse dominantse tõttu produtseerisid madala R/FR-i töötles kasvavad isendid vähem meristeeme kui isendid, kes kasvasid täisvalguses, mistõttu nende tagasikasvupotentsiaal oli väiksem ja sellest tulenevalt oli nende herbivooria tolerantsus madalam (Bonser & Aarssen 1996; Huhta *et al.* 2000; Whitman & Aarssen 2010).

Simuleeritud herbivooria suhtes oli kõige tolerantsem liik *F. ovina*. Liigi *F. ovina* võime kõige rohkem äraldõigatud võsumassist tagasi kasvatada, võis tuleneda tema kasvuvormist. Arvatakse, et taime tolerantsus herbivooria suhtes oleneb suuresti tema morfoloogilistest iseärasustest (Stowe *et al.* 2000; Tiffin 2000). Liik *F. ovina* on tihedapuhmikuline (Kukk 2009), millest tulenevalt on tal võrreldes teiste fokaalliikidega suurem meristeemipank ja seega rohkem potentsiaali tagasikasvuks (Whitman & Aarssen 2010). Võimalik, et liigi *F. ovina* suurem tolerantsus tulenes tema evolutsioonilisest taustast, kuna tegemist on ajalooliselt karjatatud loopealse liigiga. Head tagasikasvu on täheldatud tihti just karjatatud alade liikidel (Lennartsson, Tuomi & Nilsson 1997). Samuti ei saa välistada, et herbivooria simuleerimisel pääses liigi *F. ovina* puhul kahjustuseta rohkem meristeeme võrreldes teiste fokaalliikidega, mis võis liigile *F. ovina* tagasikasvamises selge eelise anda (Huhta *et al.* 2000).

Lisaks sellele, et liik *F. ovina* paistis silma oma tagasikasvamisevõime poolest, oli tema tolerantsus võrreldes teiste fokaalliikidega valgussignaale ka kõige tundlikum – esines oluline negatiivne reaktsioon herbivooria tolerantsuses nii madalale R/FR-suhtele kui ka

PAR-i limiteeritusele. Kuna liik *F. ovina* ei paistnud teistest liikidest silma ei biomassi ega ka morfoloogilise plastilisuse poolest, siis liikidevahelisi erinevusi tolerantsuse reaktsioonides töötlustele ei saa nende abil seletada ning põhjused vajavad edasist uurimist. Tundlikkust signaalile võib selgitada see, et liigi *F. ovina* kui toitainetevaeses kasvukeskkonnas evolutsioneerunud liigi jaoks on ressursside suunamine eri funktsioonidesse kriitilise tähtsusega (Herms & Mattson 1992). Samas aga ei ilmutanud toitainetevaeste kasvukohtade liik *B. media* tundlikkust R/FR-signaalile, mistõttu siinkohal ei pruugi liigi evolutsiooniline taust nähtust selgitada.

Antud eksperimendis mõõdetud tunnused ei võimalda seletada, mis mehhanism põhjustab liikidevahelist varieeruvust tolerantsuse reaktsioonis vastusena madalale R/FR-suhtele. Seda, et madalal R/FR-suhtel on herbivooria tolerantsusele signaali mõju pole teadaolevalt siiani varem näidatud, kuid antud eksperimendi tulemuste valguses vajaks kindlasti kontrollimist. Valgussignaalide mõju uurimine herbivooria tolerantsusele täiendaks teadmisi selle kohta, millistes valgustingimustes taimed herbivooriast kõige rohkem mõjutatud on ja võimaldaks teha ennustusi selle kohta, millistes valgusoludes taimed kõige paremini herbivooride tekitatud kahjust taastuda suudavad (Tiffin 2000; Hawkes & Sullivan 2001).

4.5. Järeldused

- Valguse kvantiteedi ehk PAR-i kättesaadavuse mõõdukas vähenemine ei pruugi alati taimede kasvu negatiivselt mõjutada. PAR-i langusest põhjustatud plastilised reaktsioonid ning vegetatsiooni varjuga kaasnevad mikrokliimaatilised muutused võivad taimedel aidata oma kasvu varjus alal hoida sama hästi kui varjutamata tingimustes.
- PAR-i kättesaadavuse liigne limiteeritus pärsib taimede kasvu olenemata vegetatsiooni varju soodustavast mõjust.
- Olenemata kohastumusest kõrge kiirgusintensiivsusega keskkonnale oli varjus toitainetevaeste kasvukohtade liigi *B. media* kasv suurem kui täisvalguse juures, viidates sellele, et PAR-il võib olla oluline roll toitainetevaeste kasvukohtade liikide kasvu regulatsioonis, põhjustades ressursside piiratud allokeerimist kasvu isegi toitainetelimitaerituse ja veestressi puudumise korral.

- Antud eksperimendis valguse kvaliteedi muutus ehk madal R/FR-suhe taimede kasvu regulatsiooni ei mõjutanud.
- Madal R/FR-suhe mõjutas herbivooria tolerantsust kui signaal ja langetas ressursside investeerimist herbivooria tolerantsusesse ning signaali suhtes oli eriti tundlik toitainetevaeste kasvukohtade liik *F. ovina*, mille põhjuslikud tagamaad vajavad edasist uurimist.

Kokkuvõte

Vegetatsioonivari võib taime kasvu mõjutada mitmel viisil. Vähendades fotosünteesiks vajaliku valgusressursi hulka võib vegetatsioonivari taime kohasust valguskonkurentsis langetada, kuid vegetatsioonivarjul võib olla ka positiivne mõju vähendades kuuma- ja veestressi ning tuulest põhjustatud mehaanilist stressi, mis on iseloomulikud avatud kooslustele. Lisaks võivad vegetatsioonivarjust tingitud muutused valguse kvantiteedis (PAR- *photosynthetically active radiation*) ja kvaliteedis (punase (R) ja kaugpunase (FR) kiirguse suhtes) mängida investeerimissignaali rolli ressursside allokeerimisel taime erinevatesse funktsioonidesse.

Uurimaks, kuidas valguse kvantiteet ja kvaliteet mõjutavad taime kasvu ning millised plastilised reaktsioonid muutusi kasvus selgitavad viidi läbi potikatsed, kus manipuleeriti taimedele kättesaadava PAR-i hulgaga ja R/FR-suhtega. Uurimaks, kas ja kuidas valguskeskkonna mõju kasvule sõltub keskkonnast, milles taim evolutsioneerunud on, kasutati fokaalliikidena toitaineterikaste (*Alopecurus pratensis*, *Phalaris arundinacea*) ja toitainetevaeste (*Briza media*, *Festuca ovina*) kasvukohtade taimi. Selgitamaks, kas PAR-i hulga ja R/FR-suhte muutus mängivad taime kasvu regulatsioonis võtmerolli mõjutades seejuures kasvuga võimalikus lõivsuhtes olevat herbivooria tolerantsust viidi läbi herbivooria simuleerimise katse.

Mõõdukal varjul oli kasvule neutraalne (*A. pratensis*, *F. ovina*, *P. arundinacea*) või positiivne (*B. media*) mõju. Varjus võimaldasid taimedel kasvu säilitada ilmselt PAR-ist indutseeritud plastilised reaktsioonid ja varjuga kaasnevad soodsamad mikrokliimaatilised tingimused. Olenemata kohastumusest kõrge kiirgusintensiivsusega keskkonnale ning toitainete limiteerituse ja veestressi puudumisest eksperimendis, oli varjus toitainetevaeste kasvukohtade liigi *B. media* kasv suurem kui täisvalguse juures. Seega on võimalik, et PAR mängib osade liikide puhul taime kasvu regulatsioonis tähtsat rolli mitte ainult ressursina vaid ka signaalina. Tugeva valgusressursi limiteeritusel oli taimede kasvule negatiivne mõju olenemata varjuga kaasnevate soodsate mikrokliimaatiliste tingimuste positiivsele mõjule.

Antud eksperimendis madal R/FR-suhe taimede kasvu ei mõjutanud, kuid mõjutas negatiivselt taimede tolerantsust herbivooria suhtes, viidates sellele, et madal R/FR-suhe võib mängida regulatoorset rolli ressursside allokeerimisel herbivooria tolerantsusesse. R/FR-i mõju herbivooria tolerantsusele pole teadaolevalt varem näidatud, kuid antud

eksperimenti tulemuste valguses vajaks see nähtus edasist uurimist, võimaldades täiendada teadmisi herbivooria tolerantsuse mehhanismide kohta.

The role of light quantity and quality in regulating plant growth and herbivory tolerance

Merilin Saarma

Summary

Canopy shade may affect plant growth in multiple ways. By limiting the quantity of light available for photosynthesis, shading by neighbours can result in light competition and reduce plant fitness, but it can also facilitate plant growth by ameliorating abiotic stress associated with open habitats, such as thermal stress, water deficiency and mechanic stress caused by wind. Thirdly, the changes in light quantity (PAR – photosynthetically active radiation) and quality (red (R) to far-red (FR) ratio) caused by canopy shade may act as cues that shape resource investment into different plant functions.

A common garden experiment was carried out to examine how different levels of light quantity and quality affect plant growth and how plants modify their morphology in response to different light environments. The importance of species evolutionary background in determining the growth response was tested using species from nutrient-rich (*Alopecurus pratensis*, *Phalaris arundinacea*) and nutrient-poor (*Briza media*, *Festuca ovina*) habitats as focal plants. Herbivory was simulated to examine whether PAR and R/FR-ratio act as growth regulating signals and thereby affect resource investment into plant tolerance of herbivory, a function that might exhibit a trade-off with plant growth.

Moderate shading had a neutral (*A. pratensis*, *F. ovina*, *P. arundinacea*) or positive (*B. media*) effect on plant growth. The neutral effect was probably due to the ability of plants to improve light capture through morphological plasticity and improvement of microclimatic conditions in shaded conditions. Despite being adapted to high irradiance habitats and the lack of nutrient or water limitation, *B. media* exhibited enhanced growth in shaded conditions. This indicates that in some species PAR may affect plant growth not only as a resource but also as a growth regulating signal. Deep shade had a net detrimental effect on plant growth despite the favourable microclimatic conditions provided by shade.

There was no evidence that light quality could act as a growth regulating signal in terms of plant dry mass production in high and low R/FR-ratio light environment, but low R/FR had a negative effect on plant tolerance to herbivory, suggesting that it might have a regulatory

role in the investment of resources to herbivory tolerance. The role of light quality in herbivory tolerance regulation has not previously been investigated. This novel finding needs further investigation that could provide new insights into the mechanisms driving herbivory tolerance.

Tänuõnad

Tänan kogu südamest oma juhendajat Marina Semtšenkot heade nõuannete, inspireerimise ja innustamise eest. Mu tänu kuulub ka kõikidele töörühma liikmetele, kes aitasid eksperimenti korraldada ja lõbusalt läbi viia. Veel tänan Maret Gerzi, Maret Kruusi ja oma pere olemasolu ja toetuse eest.

Uurimisprojekti finantseeris Tartu Ülikool (0119) ja Eesti Teadusfond (grant 9332).

Kasutatud kirjandus

- Aphalo, P. J., & Ballaré, C. L. (1995). On the importance of information-acquiring systems in plant–plant interactions. *Functional Ecology*, 9, 5-14.
- Arendt, J. D. (1997). Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review of Biology*, 72, 149-177.
- Ballaré, C. L. (2009). Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. *Plant, cell & environment*, 32, 713-725.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., & Sanchez, R. A. (1991). On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. *Oecologia*, 86, 561-567.
- Baraza, E., Gómez, J. M., Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany*, 82, 357-364.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193.
- Bonser, S. P., & Aarssen, L. W. (1996). Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos*, 77, 347-352.
- Britz, S. J. (1990). Photoregulation of root: shoot ratio in soybean seedlings. *Photochemistry and photobiology*, 52, 151-159.
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Callaway, R. M., Pennings, S. C., & Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84, 1115-1128.
- Choler, P., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295-3308.
- Cipollini D. (2004) Stretching the limits of plasticity: can a plant defend against both competitors and herbivores?. *Ecology* 85, 28-37.

- Cleugh, H. A., Miller, J. M., & Böhm, M. (1998). Direct mechanical effects of wind on crops. *Agroforestry systems*, 41, 85-112.
- Coley, P. D. (1988). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 74, 531-536.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin III, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science (Washington)*, 230, 895-899.
- Day, K. J., John, E. A., & Hutchings, M. J. (2003). The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, 17, 454-463.
- Dixon, J. M. (2002). *Briza media* L. *Journal of Ecology*, 90, 737-752.
- Elberse, W. T., & Berendse, F. (1993). A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology*, 7, 223-229.
- Ellenberg, H. (1988) *Vegetation Ecology of Central Europe*, 4th edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Feng, Y. L., Fu, G. L., & Zheng, Y. L. (2008). Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, 228, 383-390.
- Feng, Y. L., Lei, Y. B., Wang, R. F., Callaway, R. M., Valiente-Banuet, A., Li, Y. P., & Zheng, Y. L. (2009). Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 1853-1856.
- Fornoni, J. (2011). Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25, 399-407.
- Franklin K. A. (2008) Shade avoidance. *New Phytologist*, 179, 930-944.
- Franklin K. A. & Whitelam G. C. (2005) Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*, 96, 169-175.

- Gerhardt, K. E., Lampi, M. A., & Greenberg, B. M. (2008). The Effects of Far-red Light on Plant Growth and Flavonoid Accumulation in *Brassica napus* in the Presence of Ultraviolet B Radiation. *Photochemistry and Photobiology*, *84*, 1445-1454.
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Functional Plant Biology*, *15*, 63-92.
- Gommers, C. M., Visser, E. J., Onge, K. R. S., Voesenek, L. A., & Pierik, R. (2012). Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in plant science*, *18*, 65-71.
- Griffith, T. M., & Sultan, S. E. (2005). Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*, *166*, 141-148.
- Hawkes, C. V., & Sullivan, J. J. (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, *82*, 2045-2058.
- Hendriks, R. J., Luijten, L., & Van Groenendael, J. M. (2009). Context-dependent defence in terrestrial plants: the effects of light and nutrient availability on plant resistance against herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *13*, 233-242.
- Herns, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, *67*, 283-335.
- Huang, W., Siemann, E., Wheeler, G. S., Zou, J., Carrillo, J., & Ding, J. (2010). Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, *98*, 1157-1167.
- Huhta, A. P., Lennartsson, T., Tuomi, J., Rautio, P., & Laine, K. (2000). Tolerance of *Gentianella campestris* in relation to damage intensity: an interplay between apical dominance and herbivory. *Evolutionary ecology*, *14*, 373-392.
- Izaguirre, M. M., Mazza, C. A., Biondini, M., Baldwin, I. T., & Ballaré, C. L. (2006). Remote sensing of future competitors: impacts on plant defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*, 7170-7174.

- Kallis, A., Loodla, K., Tillmann, E., Tammets, T., Pärn, R., Juust, E., Sepp, A., Jõeveer, A., Pärnpuu, P., Šišova, V. (2013) Eesti meteoroloogia aastaraamat 2012. - Eesti Meteoroloogia ja Hüdroloogia Instituut, Tallinn.
- Kellogg, C. H., & Bridgham, S. D. (2004). Disturbance, herbivory, and propagule dispersal control dominance of an invasive grass. *Biological Invasions*, 6, 319-329.
- Krall, H., Kukk, T., Kull, K., Kuusk, V., Leht, M., Oja, T., Pihu, S., Reier, Ü., Zingel, H., Tuulik T. (2010) Eesti taimede määraja. - Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Kukk, T. (2009). Eesti taimede kukeaabits. – Varrak, Tallinn.
- Kurashige, N. S., & Agrawal, A. A. (2005). Phenotypic plasticity to light competition and herbivory in *Chenopodium album* (Chenopodiaceae). *American journal of botany*, 92, 21-26.
- Lavergne, S., & Molofsky, J. (2004). Reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) as a biological model in the study of plant invasions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23, 415-429.
- Leicht, S. A., & Silander, J. A. (2006). Differential responses of invasive *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) and native *C. scandens* to changes in light quality. *American journal of botany*, 93, 972-977.
- Lennartsson, T., Tuomi, J., & Nilsson, P. (1997). Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *The American Naturalist*, 149, 1147-1155.
- Li, B., Shibuya, T., Yogo, Y., Hara, T., & Matsuo, K. (2001). Effects of light quantity and quality on growth and reproduction of a clonal sedge, *Cyperus esculentus*. *Plant Species Biology*, 16, 69-81.
- Liancourt, P., Callaway, R. M., & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86, 1611-1618.
- Lind, E. M., Borer, E., Seabloom, E., Adler, P., Bakker, J. D., Blumenthal, D. M., Crawley, M., Davies, K., Firn, J., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Knops, J., Melbourne, B., Mortensen, B., Risch, A. C., Schuetz, M.,

- Stevens, C., & Wragg, P. D. (2013). Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm. *Ecology letters*, *16*, 513-521.
- Mahmoud, A., & Grime, J. P. (1974). A comparison of negative relative growth rates in shaded seedling. *New phytologist*, *73*, 1215-1219.
- Maschinski, J., & Whitham, T. G. (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, *134*, 1-19.
- McGuire, R., & Agrawal, A. A. (2005). Trade-offs between the shade-avoidance response and plant resistance to herbivores? Tests with mutant *Cucumis sativus*. *Functional Ecology*, *19*, 1025-1031.
- McLellan, A. J., Law, R., & Fitter, A. H. (1997). Response of calcareous grassland plant species to diffuse competition: results from a removal experiment. *Journal of Ecology*, *85*, 479-490.
- Moreno, J. E., Tao, Y., Chory, J., & Ballaré, C. L. (2009). Ecological modulation of plant defense via phytochrome control of jasmonate sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*, 4935-4940.
- Pavlu, V., Hejzman, M., Pavlu, L., Gaisler, J., Nežerková, P., & Andaluz, M. G. (2005). Vegetation changes after cessation of grazing management in the Jizerské Mountains (Czech Republic). *Annales Botanici Fennici*, *42*, 343-349.
- Pierson, E. A., Mack, R. N., & Black, R. A. (1990). The effect of shading on photosynthesis, growth, and regrowth following defoliation for *Bromus tectorum*. *Oecologia*, *84*, 534-543.
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology*, *13*, 396-410.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., García, P. C., López-Lefebvre, L. R., Sánchez, E., & Romero, L. (2001). Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, *160*, 315-321.

- Roberts M. R. & Paul N. D. (2006) Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytologist*, 170, 677-699.
- Rose, K. E., Atkinson, R. L., Turnbull, L. A., & Rees, M. (2009). The costs and benefits of fast living. *Ecology letters*, 12, 1379-1384.
- Rosenthal, J. P., & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 145-148.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2011). Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, 25, 492-499.
- Salisbury, F. J., Hall, A., Grierson, C. S., & Halliday, K. J. (2007). Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *The Plant Journal*, 50, 429-438.
- Schmitt, J. (1997). Is photomorphogenic shade avoidance adaptive? Perspectives from population biology. *Plant, Cell & Environment*, 20, 826-830.
- Schmitt, J., McCormac, A. C., & Smith, H. (1995). A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. *American Naturalist*, 146, 937-953.
- Semchenko, M., Lepik, M., Götzenberger, L., & Zobel, K. (2012). Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate?. *Journal of Ecology*, 100, 459-466.
- Shibuya, T., Komuro, J., Hirai, N., Sakamoto, Y., Endo, R., & Kitaya, Y. (2010). Preference of sweetpotato whitefly adults to cucumber seedlings grown under two different light sources. *HortTechnology*, 20, 873-876.
- Siemens, D. H., Garner, S. H., Mitchell-Olds, T., & Callaway, R. M. (2002). Cost of defense in the context of plant competition: *Brassica rapa* may grow and defend. *Ecology*, 83, 505-517.
- Smith, H. (2000). Phytochromes and light signal perception by plants - an emerging synthesis. *Nature*, 407, 585-591.

- Stowe, K. A., Marquis, R. J., Hochwender, C. G., & Simms, E. L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 565-595.
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 179-185.
- Stuefer, J. F., & Huber, H. (1998). Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, 117, 1-8.
- Sultan, S. E. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 363-384.
- Züst, T., Joseph, B., Shimizu, K. K., Kliebenstein, D. J., & Turnbull, L. A. (2011). Using knockout mutants to reveal the growth costs of defensive traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2598-2603.
- Tegelberg, R., Julkunen-Tiitto, R., & Aphalo, P. J. (2004). Red: far-red light ratio and UV-B radiation: their effects on leaf phenolics and growth of silver birch seedlings. *Plant, Cell & Environment*, 27, 1005-1013.
- Tiffin, P. (2000). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know?. *Evolutionary Ecology*, 14, 523-536.
- Trewavas, A. (2003). Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, 92, 1-20.
- Valladares, F. (2003). Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In *Progress in Botany* (pp. 439-471). Springer Berlin Heidelberg.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749-763.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.

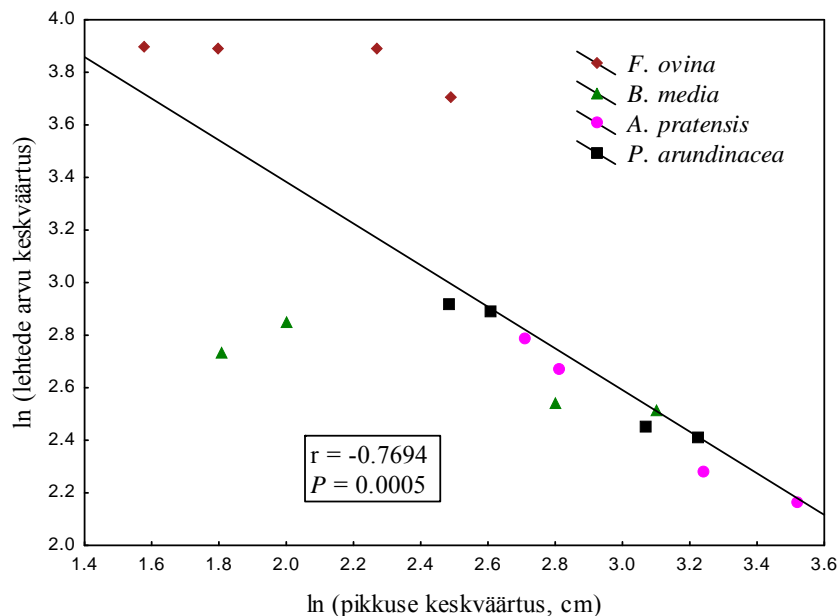
- Valladares, F., Saldaña, A., & Gianoli, E. (2012). Costs versus risks: architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*, 37, 35-43.
- Van der Meijden, E., Wijn, M., & Verkaar, H. J. (1988). Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 51, 355-363.
- Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 49-60.
- Whitman, T., & Aarssen, L. W. (2010). The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *Journal of Plant Ecology*, 3, 49-58.
- Wise, M. J., & Abrahamson, W. G. (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109, 417-428.
- Wise, M. J., & Abrahamson, W. G. (2007). Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *American Naturalist*, 169, 443-454.
- Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17, 119-131.
- Wu, J., & Baldwin, I. T. (2010). New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annual review of genetics*, 44, 1-24.

LISAD

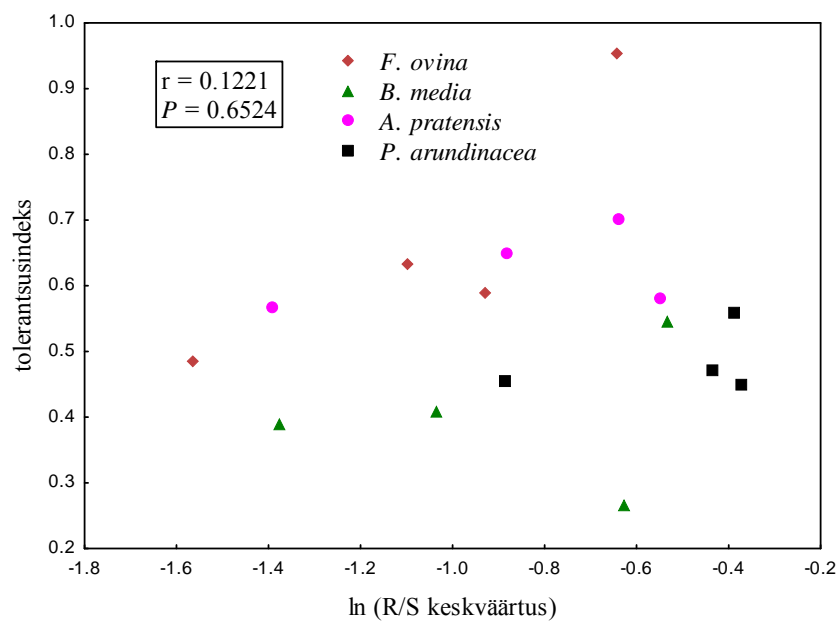
Lisa 1. Valgustöötluste (pillirooseinte ja/või taimekardina) mõju PAR-i hulga ja R/FR-suhtele pilvise (▲) ja päikselise (○) ilma korral. Tabelis on toodud PAR-i ja R/FR-suhte keskväärtused (\bar{x}) erinevates töötlustes kolmel mõõtmiskõrgusel.

Varjutus- töötlus	R/FR- töötlus	Kõrgus potist (cm)	\bar{x} PAR/PAR _{1,5} ▲	\bar{x} PAR/PAR _{1,5} ○	\bar{x} R/FR ▲	\bar{x} R/FR ○
varjutamata	kõrge R/FR	0	0.59	1.17	0.80	0.86
		15	0.64	1.17	0.81	0.86
		30	0.70	1.12	0.80	0.87
varjutamata	madal R/FR	0	0.62	1.06	0.47	0.48
		15	0.70	1.07	0.45	0.39
		30	0.79	1.08	0.62	0.51
varjus	kõrge R/FR	0	0.39	0.16	0.91	0.90
		15	0.44	0.17	0.90	0.89
		30	0.52	0.17	0.89	0.89
varjus	madal R/FR	0	0.29	0.08	0.65	0.52
		15	0.39	0.12	0.63	0.51
		30	0.46	0.15	0.69	0.58

Lisa 2. Seos taimede pikkuse ja lehtede arvu vahel. Joonisel on kujutatud ln-transformeeritud pikkuse ja ln-transformeeritud lehtede arvu keskväärtused nelja fokaalliigi (märgitud erinevate sümbolitega) kohta igas töötlustes. Joon tähistab regressioonijoont üle kõigi keskmiste.



Lisa 3. Seos tolerantuse ja juur/võsu masside suhte (R/S) vahel. Joonisel on kujutatud ln-transformeeritud R/S-suhte keskvaartused ja tolerantusindeksi (arcsin(sqrt))-transformeeritud teisel lõikusel ja esimesel lõikusel kogutud maaepalsete biomasside suhe) keskvaartused nelja fokaalliigi (märgitud erinevate sümbolitega) kohta igas töötluses. Seose ebaolulisuse tõttu ei ole regressioonijoont joonisel toodud.



Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Merilin Saarma _____
(*autori nimi*)
(sünnikuupäev: _____ 10.08.1989 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Valguse kvantiteedi ja kvaliteedi roll taime kasvu ning herbivooria tolerantsuse regulatsioonis,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Marina Semtšenko _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, **pp.kk.aaaa**